

VISIT...

LANZAROTE
Caliente.COM

Латыпов Ю.Я.

Коралловые рифы Вьетнама. Москва: Наука, 2007. – 000 + 7 с. вкл.

На конкретном фактическом материале в монографии впервые обобщены все известные данные за вековую историю изучения рифов Вьетнама. Рассмотрены терминология, морфология, значение и привлекательность рифов в целом. Описаны типы рифов, обитающие на них основные группы животных и растений. Проанализированы изменения, происходящие в рифовых сообществах Вьетнама и способы искусственного выращивания кораллов. Все главы и разделы книги сопровождаются подводными фотографиями, рисунками, а также схематическими планами строения (с пояснительной терминологией) основных групп флоры и фауны.

Книга содержит, с одной стороны фундаментальные данные, которые могут быть использованы специалистами в области морской биологии и экологии, с другой – в качестве краткой энциклопедия по рифам, в общем – может представлять интерес для студентов, биологов и широкого круга любителей природы

Ил. 80 (50 цв.), библи. 213.

Latypov Yu. YA.

Coral reefs of Vietnam. Moscow: Nauka, 2007. – 000+7 p. insets

Based on the extensive factual material in the monography all known data for a century history of studying reef Vietnam for the first time are generalized. Terminology, morphology, value and appeal of reef as a whole are considered. Types of reef, basic groups of animals and the plants living on the reefs are described. The changes occuring in reef communities of Vietnam and ways of artificial cultivation of corals are analyzed. All of the chapter and sections of the book are accompanied by underwater photos, figures, and also schematic plans of a structure of the basic groups of flora and fauna (with explanatory terminology). The book contains, on the one hand the fundamental data which can be used by experts in the field of marine biology and ecology, with another – as brief the encyclopedia on reefs – may be of certain interest for students, biologists and the broad audience of fans of the nature

Il. 80, bibl. 213

Ответственный редактор: академик А.В. Адрианов

Рецензенты: д.б.н., профессор Н.К. Христофорова

к.б.н., с.н.с. Н.И. Селин

Утверждена к печати Ученым советом Института биологии моря

им. А.В. Жирмунского ДВО РАН

Посвящается светлой памяти
академика Алексея Викторовича Жирмунского,
много сделавшего для того, чтобы каждый
морской биолог не только имел возможность
увидеть, но и изучать экосистему кораллового
рифа

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ДАЛЬНЕВОСТОЧНОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

Институт биологии моря
им. А.В. Жирмунского

Ю. Я. Латыпов

КОРАЛЛОВЫЕ РИФЫ ВЬЕТНАМА

Москва

Наука

2007

1. Введение

Коралловые рифы это совершенно необыкновенные место и явление в океане. Они являются самыми старыми и богатыми естественными сообществами на нашей планете. Коралловые рифы сохраняют свою экологическую стабильность, несмотря на радикальные эволюционные изменения всей земной *биоты*. В них нашли самое полное выражение наиболее удивительные и таинственные явления из всех естественных проявлений и событий природной жизни. Нигде больше невозможно найти такое разнообразие существ, живущих так близко вместе и в таком изобилии. Дополняют и увеличивают эту экстраординарную интенсивность жизни ее сказочно изящная красота форм, разнообразие расцветок и движений. На коралловом рифе, в одном месте и одно время, можно найти представителей практически всех структурных уровней развития жизни, живущих на нашей планете более миллиарда лет. Здесь представлен полный спектр организмов от сине-зеленых морских водорослей и бактерий, многочисленных типов беспозвоночных животных до рыб, рептилий, птиц и млекопитающих с умственными способностями (киты и дельфины), может быть, **б**ольшими, чем наши собственные.

Рифовые постройки являются очень древними образованиями, представляющими уникальное экологическое явление, которое проходит через многие сотни миллионов лет геологической истории нашей планеты. Примитивные коралловые рифы существовали почти пятьсот миллионов лет назад, предшествуя многим другим свидетельствам жизни на земле. Хотя эти древние рифы весьма отличались от современных, некоторые из тех существ, которые населяли их, все еще живут на сегодняшних рифах. Многие из групп животных, обитающих на современных рифах, найдены в виде окаменелостей, относящихся к эпохе Эоцена - приблизительно 50 миллионов лет назад.

Некоторые из них относятся к Каменноугольному периоду - времени существования динозавров - это около 100 миллионов лет назад.

Центрально-Тихоокеанские атоллы имеют рифовые слои, относящиеся к Эоцену, а северная часть Большого барьерного рифа Австралии начала расти в миоценовой эпохе около 25 миллионов лет назад. Постоянство этих сообществ, с некоторой постепенной эволюцией в череде обширных временных промежутков, лежит в основе их богатства. Оно предоставило устойчивую окружающую среду, в которой продукты эволюции могли выжить, накопиться в комплексе самой богатой и сложной из существующих экосистем и удивительно гармонизировать с ней. Нырющий на коралловом рифе как бы попадает в машину времени в период, когда человек еще не существовал. Если бы мы могли, так или иначе, возвратиться на 10 миллионов лет назад, мы нашли бы многие из тех же самых рифов, которые существуют сегодня, и их обитатели немногим отличались бы от тех, которых мы знаем теперь. Эволюция на рифах имеет намного более последовательный и постепенный процесс, чем в других, менее устойчивых средах, где *адаптация* и исчезновение часто более существенно влияют на изменения в экосистеме.

Для современного человека, обогащенного сведениями о живой и неживой природе из многочисленных телевизионных передач, понятия «коралловые рифы» и «тропические моря» пожалуй, стали практически неразделимыми. Для одних - это теплые прозрачные воды с прекрасными песчаными пляжами и респектабельными курортами, для других - место добычи перламутровых раковин, жемчуга, благородных красного и черного кораллов. Многие при упоминании этих словосочетаний вспоминают о грозной опасности, подстерегавшей корабли, имевшие неосторожность приблизиться к вечно бурлящим и всегда коварным рифам. Здесь находили свой конец и прославленные, и безвестные моряки. Коралловые рифы в течение тысячелетий составляют основу жизни целых народов, исконных обитателей островов тропической зоны Мирового океана, по площади равной почти 20 Европам.

Безусловно, коралловые рифы - это красота и дорогие украшения, экзотика и опасности, место для жизни людей и объект интереса вездесущей науки. Но, прежде всего это экосистема - совокупность морских организмов и их среды обитания. Исследователи многих стран изучают биологию коралловых рифов, закономерности их развития, проблемы сохранения и восстановления этой уникальной экосистемы. Регулярно проводятся международные симпозиумы по коралловым рифам, один из которых был специально посвящен проблеме отношения человека и рифов. Создано международное общество по изучению коралловых рифов, выходит международный журнал "Коралловые рифы" (Coral Reefs). Образованы биологические станции на многих рифах Тихого, Индийского и Атлантического океанов, проводятся специальные экспедиции на научно-исследовательских судах. Создан сайт в Интернете, где все, кто изучают коралловые рифы, могут получить или поделиться новой информацией, развернуть дискуссию по какой-либо проблеме, возникающей при исследовании рифов или их обитателей. Молодые исследователи очень часто просят о помощи своих старших коллег в поиске литературы или необходимого материала для их работы. Все это свидетельствует о том, что в настоящее время исследование коралловых рифов, как важнейшей экосистемы Мирового океана, является одним из основных направлений морской биологии, морской геологии, геоморфологии и палеонтологии. Бесспорная ценность рифов как системы заключается в их восстановительном потенциале биоразнообразия в океане, которое следует рассматривать как достояние всего человечества. Отсюда становятся понятными озабоченность и усилия не только ученых, но и правительств многих стран, направленные на ограждение рифов от грозящей им опасности. А это возможно лишь при условии глубокого и всестороннего изучения охраняемого объекта.

Начало исследования рифообразующих кораллов и рифов Вьетнама

относится к первой половине XX столетия (Serene, 1937; Dawydoff, 1952). Первую попытку анализа зонального распределения рифообразующих кораллов предпринял Лой (Loi, 1967) на рифах провинции Кхань Хоа (ранее - Фукхань), где он выделил 4 фации с доминирующими видами склерактиний. Этими исследователями был установлен видовой состав склерактиний, который мог быть сопоставим с составом кораллов Австралии и Индонезии. С 1980 г. начались планомерные исследования кораллов и рифов Вьетнама в экспедициях Института биологии моря ДВО АН СССР совместно с Институтом океанографии (Нячанг) и Хайфонским институтом океанологии (Хайфон) Вьетнамской Академией науки и технологии, а также WWF. К настоящему времени исследованы все районы рифообразования от северной границы в Тонкинском до южной в Сиамском заливах и островов Спратли в Южно-Китайском море (их принадлежность какой-либо стране до сих пор остается спорной), включая многочисленные сколько-нибудь крупные острова и банки. Значительное количество работ было посвящено изучению состава и распределения склерактиний. В некоторых публикациях рассматривались сопутствующие кораллам массовые виды макробентоса. В немногих случаях исследовались рифы в целом. Часть полученных результатов до сих пор находится в неопубликованных отчетах, другие опубликованы только в малодоступных региональных сборниках, некоторые из них - только во вьетнамских изданиях. Возникла необходимость обобщить весь объем полученной информации о составе и распределении кораллов, особенностях формирования рифов Вьетнама и их связи с рифовой экосистемой Индопацифики. Быстрый рост 70-миллионного населения этой страны, растущий туристический интерес к ее коралловым рифам, интенсификация марикультурных хозяйств (Cheung, 1994) все более увеличивают стресс, который испытывает эта уникальная экосистема. Цельное представление о составе, структуре коралловых сообществ и условиях, в которых существуют рифы Вьетнама, позволит оценить степень их деградации, возможности сохранения и восстановления.

Интерес к коралловым рифам, к литературе и телевизионным передачам о них постоянно растет во всем мире. Однако литература, доступная как массовому читателю, так и научному кругу лиц, лишь частично отвечает этим запросам. С одной стороны, она значительно упрощает представление о рифах, с другой - ограничивается очень узкими рамками какой-то специфической проблемы, затронутой в научной публикации. К тому же познавательная книга о кораллах «Мир кораллов» давно стала библиографической редкостью, а популярные англоязычные издания, чаще выпускаемые в виде фотоатласов, обычно дороги и вообще труднодоступны для массового отечественного читателя. На основе тридцатилетнего изучения коралловых рифов Тихого и Индийского океанов в данной монографии на примере вьетнамских рифов аналитически обобщены современные представления о коралловых рифах, их состоянии и возможности сохранения. Это позволит познакомить читателей с терминологией, морфологией, значением и привлекательностью рифов в целом. В книге описаны типы рифов, основные группы животных и растений, обитающих на рифах; аспекты научных исследований, хозяйственного использования и вероятность восстановления одной из наиболее характерных экосистем тропической зоны океана. Монография содержит пять основных разделов: вводную часть (главы 1-2), описание основных рифостроителей и обитателей рифа (глава 3), исследования и описание вьетнамских рифов (глава 4), риф как экосистема (глава 5) и взаимоотношения человека и рифа (глава 7). Курсивом в тексте выделены наиболее часто употребляемые термины, объяснение которых даны в словаре, приведенном в конце книги.

Изучение рифов было бы невозможно без всесторонней заинтересованности и поддержки, в том числе и финансовой, дирекций Института биологии моря ДВО РАН, Института океанографии и Института океанологии (Нячанг и Хайфон, СРВ), Международного научного фонда Дж. Сороса. Автор искренне признателен ушедшему от нас академику А.В. Жирмунскому, профессорам Нгуен Так Ану,

Нгуен Чу Хою, моим коллегам В.А. Брыкову, И.Н. Будину, Л.Л. Жиронкиной, Нгуен Хыу Зиню, Ланг Ван Кену, А.Н. Малютину, Ю.П. Попову, Н.И. Селину, Н.К. Христофоровой и Ю.М. Яковлеву за дружескую помощь в проведении исследований и замечания при подготовке рукописи к печати.

1.1. Терминология, значение и привлекательность рифов

Терминология и морфология рифов, их точное смысловое значение или несоответствие анализируются в многочисленных работах со второй половины прошлого столетия (Wells, 1954; Goreau, 1963; Yonge, 1963; Phipps, Preobrazhensky, 1977; Endean, 1982; Latypov, 1995). Историю появления основных терминов, возможность или неверность их применения рассмотрел Б.В. Преображенский (1986) в монографии, посвященной современным рифам. Основные термины, рекомендуемые и используемые при исследовании коралловых рифов, а также животных и растений, обитающих на них, приведены в руководстве, изданном австралийской ассоциацией по изучению коралловых рифов (Mather, Bennet, 1984). Словарь всех терминов, используемых в рифовой тематике, приведен на сайте <http://www.coris.noaa.gov/glossary>. В настоящей работе мы уделим внимание основным, наиболее часто употребляемым терминам и понятиям, которые необходимы и достаточны для описания коралловых рифов и сообществ, обитающих на них.

Слово «риф» довольно известное и, казалось бы, не должно вызывать разночтений и сомнений в его смысле. Однако в словарях имеются несколько толкований этого слова.

Итак, ***Rif*** или ***Reef*** - слово голландского происхождения, обозначающее поперечный ряд пропущенных через парус завязок, предназначенных для уменьшения площади паруса. Читатель, наверное, встречал выражение «брать рифы».

Рифы - это еще и народ берберского происхождения, населяющий горную страну Риф в северном Марокко.

Вот еще одно определение. *Riff* - от немецкого *Ripple* – “ребро” - резкие надводные или подводные возвышения дна на мелководье океанов, препятствующие судоходству.

Словарь иностранных слов приводит более емкое объяснение.

Riff или *reef* (по-немецки или по-английски соответственно) - это ряд подводных или мало возвышающихся над уровнем моря скал на мелководьях, образующихся при разрушении скалистого дна и берегов или являющихся постройками колониальных кораллов. Нам осталось уточнить, что такое коралловые рифы, а рифы из скал, не будучи судоводителями, пока оставим без внимания.

Коралловые рифы - это подводные или надводные известковые гряды, формирующиеся преимущественно скелетами колониальных кораллов в мелководных участках тропических морей.

Научное определение термина коралловый риф дал Т. Горо с соавторами (Goreau et al., 1972) – локализованная мелководная устойчивая к волнам структура, построенная секретирующими известь организмами и несогласно залегающая на подстилающих образованиях, от которых она отчетливо отличима.

Выше приведенный Интернет-сайт дает следующее определение: коралловый риф - волноустойчивая структура, сформированная за счет цементирования и строительства скелетов герматипных (рифобразующих) кораллов, известковых водорослей и других организмов секретирующих карбонат кальция.

Остановимся пока на последних определениях.¹

Итак, нас интересуют коралловые постройки, которые образуют широкий пояс в тропической зоне Мирового океана. Географически они ограничиваются

северным Тропиком Рака и южным Тропиком Козерога с обеих сторон Экватора. Это довольно широкая полоса между 23.5° северной и южной широт. Способность кораллов строить и поддерживать известково-каменную структуру, предоставляющую изобилие мест обитания и убежищ для других организмов, - это тот краеугольный камень, который служит основой богатства сообществ рифа и его стабильности. Недостаточность убежищ и мест обитания - один из основных факторов ограничивающих распространение жизни в море. Большая часть площади морского дна - это невыразительная равнина, покрытая слоем илистых отложений. Скалистых обнажений, представляющих убежище и устойчивое место обитания без осадка для жизни основных обитателей моря недостаточно.

Известковая конструкция является материальной основой экосистемы кораллового рифа. Она обеспечивает расположение организмов по отношению к потоку световой и волновой энергий, предоставляя им оптимальные условия существования и защищая сообщества донных организмов от разрушительного воздействия волнобоя и приливных течений. Средний по размерам атолл, построенный коралловыми полипами и известковыми водорослями, имеет 500 кубических километров известняка, что в 15000 раз больше объема пирамиды Хеопса или в 250 раз больше объема всех зданий Нью-Йорка. Производительность биомассы на живом коралловом рифе в 10-100 раз выше, чем на шельфе Японского моря - одного из самых богатых морей умеренной зоны (Сорокин, 1990).

Отличительной особенностью рифообразующих кораллов является их способность формировать миллиарды тонн известняка, необходимого для создания рифа. Эта способность обеспечивается тесными физиологическими отношениями коралла и живущих в его тканях одноклеточных водорослей *зооксантелл* (*zooxanthellae*), обладающих высокой фотосинтетической активностью. Без них рифообразующие кораллы жить не могут (Титлянов, 1999).

¹ Ниже мы придем к биологическому определению кораллового рифа.

Коралл получает около 60% синтезированных зооксантеллами сахаров, глицерина и аминокислот, имея, таким образом, за счет фотосинтеза основную пищу, а также и дефицитный в тропических водах кислород. Водоросли немедленно используют продукты выделения кораллов - двуокись углерода, азот и фосфор. Зооксантеллы быстро и непрерывно изымают из тканей коралла углекислый газ, и из-за его недостатка происходит сдвиг химической реакции в сторону образования нерастворимого карбоната кальция - основного материала каркаса рифа $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2 \rightarrow \text{CaCO}_3 + \text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2$. Скорость образования скелета рифообразующих кораллов в 10 раз больше, чем *агерматипных*, т. е. не рифообразующих, хотя и живущих на рифе.

Зависимость рифообразующих кораллов от фотосинтезирующих зооксантелл обуславливает их определенные требования к количеству поступающего света. Их рост ограничивается максимальной глубиной 70-80 метров или меньше (большой частью 40 м) в зависимости от прозрачности воды. По причинам, менее ясным, но вероятно связанным с физиологией образования известкового скелета, формирование кораллового рифа ограничено температурами ниже 18°C. Таким образом, коралловые рифы - это явление характерное лишь для мелководья тропических морей.

По отношению к материковой или островной массе все рифы делятся со времен Дарвина (Darwin, 1837) на три основные группы (рис.1):

примыкающие (fringing)² рифы примыкают тыльной стороной к материковой или островной суше или отделены от нее узким водным пространством.

барьерные (barrier) рифы представляют собой постройки, которые вытянуты вдоль края суши и отделены от нее лагуной, ширина которой может

² английское написание основных терминов приводится ввиду того, что подавляющая часть литературы по рифовой тематике англоязычная.

быть до нескольких километров.

атоллы (*atoll*), или кольцевые рифы - это крупные коралловые постройки, имеющие кольцевую форму. Они формируются при понижении островов ниже уровня моря. В структуре атоллов могут быть острова, банки, *микроатоллы*. В центре атоллов может быть несколько лагун.

Все три типа рифов - примыкающие, барьерные и атоллы - имеют сходные *геоморфологические* профили. Топография дна, глубина, волновое воздействие, течения, свет, температура, седиментация взвешенных веществ - все эти факторы участвуют в создании характерной горизонтальной и вертикальной зональности в распределении кораллов, морских водорослей и других организмов. Современные рифовые постройки отличаются достаточно сложной геоморфологией. Несмотря на то, что зональность варьирует в соответствии с местоположением и типом рифа, основные зоны, характерные для большинства рифов, поддаются типизации. В направлении от берега обычно выделяют лагуну, риффлет, гребень рифа и склон рифа. Рифы, формирующиеся на *органогенных* субстратах и имеющие геоморфологическую зональность и мощные *рифогенные* отложения, Вайнрайт (Wainwright, 1965) предложил называть **структурными** в отличие от **бесструктурных**, не имеющих такой зональности (рис. 2). Их называют коралловыми поселениями, сообществами, банками и т. д. (Latypov, 1995). Бесструктурные рифы формируются на субстратах, не являющихся результатом деятельности рифостроящих организмов. Они не образуют сколько-нибудь мощных известковых отложений, покрывая субстрат, мало изменяют его геоморфологический профиль (рис. 3).

Лагуна (*lagoon*) представляет собой замкнутую и/или вытянутую вдоль берега ложбину глубиной от 2 до 10 м (рис. 4). Гидрологический режим лагуны практически определяется приливно-отливным течением. Существующие в лагуне большей частью рыхлые отложения часто и интенсивно перемешиваются. Здесь наиболее распространены массивные формы колоний известковых кораллов и

мягких *спикульных* - альционарий. Благодаря хорошему освещению здесь формируются заросли водорослей и морских трав. Большое количество пищи, и наличие убежищ привлекают сюда многочисленных иглокожих, моллюсков, ракообразных, армию различных червей, и все это вместе с разлагающейся органикой - массу бактерий. Установлено, что в воде над лагуной содержание органического углерода и азота выше, чем в океанической воде. Основой питания *фильтраторов* (моллюсков, иглокожих и др.) служит *бактериопланктон*. В осадке лагуны до 30% органического вещества составляют бактерии. В лагуну поступает большое количество взвешенных питательных веществ в виде фрагментов *макрофитов*, фекальных частиц, коралловой слизи и агрегированной органики, которые являются основной составляющей питания преимущественно *консументных* обитателей лагуны. Если учесть, что питание многих хищников происходит в лагуне и тыловой части рифа, то можно говорить о *консументном* характере населения этой части рифа (Barnes, 1987; Сорокин, 1971, 1990; Латыпов, 1993).

Риффлет (reef flat), или рифовая платформа, представляет собой плато с многочисленными сцементированными поселениями кораллов (рис. 5). Изменяясь по ширине от 20-30 до многих сотен метров, риффлет располагается на глубине от нескольких сантиметров до нескольких метров, и большая его часть может осушаться при отливе. Из-за мелководности эта часть рифа испытывает самые широкие колебания температуры и солености, но в то же время защищена от мощной ломающей кораллы силы волн. Внутренняя зона, или внутренний риффлет, более выровненный, чем внешний риффлет, который, как правило, сильно изрезан продольными и поперечными каналами и ложбинами. На риффлете практически всегда имеется твердый субстрат с песчаными участками и постоянной сменой водных масс из-за приливно-отливных и ветровых волнений, ровная, временами сильная освещенность. Поэтому здесь хорошо выживают приспособленные к таким условиям кораллы и известковые водоросли. На

риффлете часто доминируют один или два вида кораллов, но они могут покрывать всю или почти всю поверхность субстрата. Большей частью это акропоры с мощными скелетами и крупными колониями. Специфические условия в этой рифовой зоне формируют разнообразный *габитус* живущих здесь колоний кораллов и водорослей, которые обеспечивают разнообразие микросред обитания, поддерживают наибольшее в экосистеме рифа число видов моллюсков, голотурий, червей и десятиногих ракообразных, часто доминирующих над другой видимой макрофауной (Barnes, 1987; Lalli, Parsons, 1995; Latypov, 1986, 1995; Sumich, 1996).

Гребень рифа (*reef crest*), или зона волнолома, занимает фронтальный край рифа и поэтому принимает на себя всю силу и ярость океанических волн (рис. 5). Он формируется крепкими колониями кораллов и кораллиновыми водорослями, способными противостоять мощному воздействию прибоя. Маленькие крабы, креветки, гастроподы и другие животные населяют защищенные от волн и хищников лабиринтообразные каверны гребня рифа.

Склон рифа (*reef slope*) - наиболее богатая и глубокая часть рифа, предоставляющая своим многочисленным обитателям самые разнообразные ниши и условия жизни (рис. 6). Склон рифа более сложен в морфологическом отношении, чем его остальные зоны. Во-первых, здесь развита система ложбин и гребней, так называемая «система баттресс» (*buttress system*). Сохраняя структуру рифа, здесь рассеивается огромная сила океанических волн. Во-вторых, каналы между гребнями способствуют распределению различных рифовых обломков и осадка в более глубокую часть рифа. Многочисленные кораллы и инкрустирующие морские водоросли процветают в этой зоне ломающихся волн, интенсивного солнечного света и обильного кислорода. Стаи небольших рыб снуют во всех направлениях вдоль и поперек склона рифа. Более крупные рыбы, включая акул, скатов, барракуд и тунцов, патрулируют между гребнями и ложбинами в поиске добычи (Barnes, 1987; Lalli, Parsons, 1995; Levinton, 1995; Sumich, 1996; Латыпов, 2003а, б). В этой части рифа в воде отмечается изобилие

специфического взвешенного вещества в виде коралловой слизи, фекальных частиц, фрагментов водорослей. Считается, что вся эта масса веществ транспортируется в лагуну, а эта часть рифа является *продуцентной* (Kinsey, 1979; Преображенский, 1982; Сорокин, 1990).

Присклоновая платформа - зона, примыкающая к склону рифа, которой на вьетнамских рифах, как правило, на глубине 20-30 м ограничивается распространение органогенного каркаса живого рифа. Здесь происходит накопление рыхлых осадков. Из-за отсутствия достаточного количества твердого субстрата сплошные поселения кораллов становятся малочисленными и распределены пятнисто. Преобладают в этой зоне небольшие агерматипные кораллы, горгонарии, губки и «полянки» морской травы (Glynn, 1973; Bouchon, 1981; Латыпов, 1986; Латыпов, 1990).

Это основные рифовые зоны. Внутри них имеются более мелкие структурные и фациальные подразделения. Важная особенность экосистемы рифа состоит в том, что зональность в распределении структурных элементов создается и поддерживается в ней в значительной мере деятельностью самих биологических сообществ во взаимодействии с факторами среды. При этом было показано, что темпы воспроизводства органического вещества и скорость *кальцификации* в различных зонах рифа принципиально отличаются. Коралловый риф как система характеризуется двумя функционально альтернативными и пространственно обособленными звеньями (Kinsey, 1979): внешней зоной, преимущественно *автотрофной* (склон рифа с системой баттресс и продуцентными обитателями) и внутренней *гетеротрофной* (риффлет, лагуна с преимущественно консументным населением). Таким образом, кроме разнообразия зонального населения рифа довольно отчетливо прослеживаются две его части, существенно отличающиеся энергетически (рис. 7). Вот теперь мы подошли к биологическому определению рифа. ***Риф - это саморегулирующаяся система, возникающая в тропическом***

морском мелководье за счет комплекса фотосинтезирующих организмов, способных к быстрому росту, размножению и выделению больших масс органической извести.

Продуктивность прибрежных вод Вьетнама (обилие рыбы, креветок, лангустов, промысловых моллюсков и водорослей) в значительной, если не в основной, мере определяется состоянием коралловых рифов. Коралловые рифы, как и влажные тропические леса, представляют наиболее продуктивную естественную экосистему, интересную и важную для человечества с различных точек зрения. Помимо того, что это особенно важный источник продовольствия для множества людей, населяющих тропические регионы, высокая первичная производительность коралловых рифов вносит вклад в общие океанические запасы за счет мелководной рифовой и околорифовой рыбы. Коралловые рифы формируют сложную среду обитания, дающую всем своим многочисленным обитателям необыкновенное разнообразие укрытий и ниш. Сегодня ученые на всех континентах ведут поиск морских организмов, которые могут содержать медицинские и биологически активные вещества. Подобные гормону производные жирных кислот простагландины, которые извлекались из кораллов, широко применялись при различных клинических лечениях (Colwell, 1983). Изучаются различные обитатели рифов - губки, мягкие кораллы, морские анемоны, асцидии и морские водоросли.

Коралловые рифы служат естественным барьером для разрушительной энергии волн, защищая береговую линию от эрозии. Риф – это, по существу, "живущий" барьер, разрушенное основание которого постоянно заменяется растущим новым известковым каркасом (Kühlmann, 1988). Кроме того, коралловые рифы через их собственную эрозию становятся главным источником песка, пополняющего критически разрушенные берега. Это особенно важно для многих областей с песчаными берегами, в том числе вьетнамского побережья.

Коралловые рифы служат основой для многих отраслей деятельности человека. Различные виды активного отдыха (скуба - дайвинг, скин - дайвинг, любительский рекреационный и коммерческий лов рыбы, поездки на катерах со стеклянным дном и т. д.), а также доходы от них напрямую зависят от состояния коралловых рифов. Коллекционирование раковин, кораллов, содержание морских аквариумов и подводное фотографирование, базирующиеся на жизни рифа, являются для многих людей не только всепоглощающим хобби, но и довольно прибыльными статьями дохода.

Столь же удивительным и очаровательным, как понимание нами биологической природы коралловых рифов, является наша человеческая вовлеченность в эту природу.

Кроме прагматической выгоды коралловые рифы предоставляют возможность свидания один на один с удивительной смесью изящной красоты и необыкновенной истории, а также дают глубокое понимание функционирования жизни. Рифовые экосистемы, расположенные вдоль побережья и вокруг многочисленных островов Вьетнама многие сотни лет определяли и продолжают определять не только материальную, но и духовную культуру вьетнамского народа. Все это побуждает правительство и научные организации этой страны считать коралловые рифы чрезвычайно важным компонентом экономики.

Поскольку сообщество кораллового рифа наиболее сложное и древнее из всех океанических экосистем с эколого-геологической историей, оно необыкновенно привлекательно особенно для ученых биологов. Биологи различных специальностей давно кропотливо и всесторонне исследуют фауну и флору рифовых сообществ. Адекватная информация об истории жизни и других сторонах общей биологии достаточного количества видов животных и растений кораллового рифа является доступной. В то же время значительный ряд вопросов остается без ответов. Почему так много высокоспециализированных, но очень малочисленных видов? Почему очень многие животные кораллового рифа

производят ядовитые вещества? Почему подавляющая часть животных кораллового рифа имеют яркую и разнообразную окраску и т. д.? Ученые обеспокоены вопросами и проблемами, которые могут иметь практическое значение. Они заинтересованы в получении данных относительно животных и растений, которые могут эксплуатироваться в продовольственных целях или использоваться в медицине. По большому счету, коралловые рифы можно расценивать как огромную естественную лабораторию для изучения морских организмов и их взаимодействий. Образовательная ценность коралловых рифов, их фауны и флоры должна быть оценена в гораздо большей степени, чем это имеет место в настоящее время.

Большая часть научных исследований, предпринятых на рифах, в том числе Вьетнама, должна быть направлена на сохранение их флоры и фауны. Должно быть принято, что коралловые рифы являются частью Мирового наследия и находятся под угрозой исчезновения от антропогенных и естественных воздействий. Эта надвигающаяся опасность должна быть всесторонне и широко освещена, чтобы информированная мировая общественность могла заставить законодателей обеспечить сохранение фауны и флоры коралловых рифов для будущих поколений, которым необходимо видеть, учиться и получать удовольствие от знакомства с коралловыми рифами – одной из древнейших океанических экосистем.

1. Факторы внешней среды в экосистеме кораллового рифа

Условия внешней среды, такие как волновой стресс, *турбулентность*, световой и температурный режимы, химический состав воды, в значительной мере определяют развитие биологических водных сообществ и их продуктивность. Так, прозрачность водной толщи, ее прогрев, концентрация

химических элементов находятся под влиянием развития в ней планктона. Такая динамическая взаимосвязь и взаимная регуляция факторов среды в развитии биологических сообществ, пожалуй, в наибольшей степени проявляются в экосистеме кораллового рифа. Функциональная активность самих этих сообществ регулирует условия физического стресса и освещенности путем создания *биогенных* известковых конструкций, противостоящих волнобою и обеспечивающих донным сообществам оптимальные условия освещенности. Именно в этой всеобъемлющей взаимосвязи и взаимной регуляции условий среды и развития биологических сообществ следует выделить одну из основных причин необычно высокой продуктивности экосистемы коралловых рифов.

Приливы можно рассматривать как один из важнейших физических факторов, воздействующих на экосистему рифа. Они вызывают мощные приливно-отливные течения, которые оказывают существенное влияние на формирование карбонатной основы рифа, его зональность, распределение и функционирование биоценозов. Амплитуда и периодичность приливов сильно изменяются в различных географических зонах. Наименьшая высота приливов характерна для рифов Карибского бассейна. Их средняя амплитуда составляет 15-30 см. Тем не менее, даже такие приливы вызывают довольно мощные течения, скорость которых (до 30 см/с) бывает выше скорости ветровых течений (Roberts et al., 1975). В различных районах Тихого океана приливы варьируют в среднем от 1 до 3 м. Так, на юге Вьетнама амплитуда приливов редко превышает один метр, а на севере она достигает почти четырех метров. Начало приливного подъема в лагуне обычно запаздывает на 1-3 часа. Амплитуда прилива в них меньше, а во время отлива уровень воды в лагунах бывает выше, чем с внешней стороны рифа, из-за задержки приливных вод в лагуне. Поэтому амплитуда приливов в лагунах может отличаться в два-три раза от таковой вне рифа. На рифах обычно достаточно четко выражены суточные максимумы, полусуточные же - небольшие или смазаны вообще.

Большая часть коралловых рифов находится в зонах постоянного и интенсивного ветрового волнения, вызываемого, в основном, воздействием пассатных ветров, имеющих доминирующее западное направление и скорость 2-10 м/с. Высота волн при такой скорости воды составляет 1-4 м. При средней силе ветра, вызывающего волны высотой 2-3 м, мощность их воздействия на наветренную сторону рифа средних размеров достигает полумиллиона лошадиных сил (Арх, 1948; Roberts, 1974). Во время штормов мощность воздействия волн на риф сильно возрастает, и высота волн может достигать 8-15 метров. При таких условиях многие зоны рифа подвергаются разрушительному воздействию. Волновой стресс является одним из наиболее мощных физических факторов, влияющих на экосистему рифа, включая его геоморфологию, зональность, известковую конструкцию, распределение на нем рыхлого материала. Система гряд и каналов на внешнем склоне рифа (система баттресс) формируется в значительной мере под воздействием волнения.

Эта зона фактически представляет собой систему естественных волноломов, способствующих диссипации энергии волн (рис. 6, 8). *Диссипация - это переход энергии упорядоченного движения в энергию хаотического движения.* Эти каналы являются как бы ловушками для набегающих волн, в которых они теряют свою энергию (Munk, Sargent, 1948). Часть энергии волн, набегающих на край флота, расходуется на поддержание разницы уровней воды на флоте и в окружающем океане. В результате такого подпора уровень воды на флоте может превышать уровень океана до 20% (Atkinson et al., 1981). Набегающие волны и разность уровней воды создают в зоне риффлота мощные импульсные течения, которые с легкостью могут передвигать песок, гравий и даже колонии кораллов, образуя гряды в этой зоне рифа. Потоки, которые формируются за счет энергии диссипации волн на флоте, играют существенную роль в водообмене лагун. Потоки, перемещающиеся через флет в лагуну, могут составлять от 20 до 80% общего объема поступающей в нее воды. В районах прохождения тропических

ураганов, с высотой волны у края рифа более 10 м, с риффлета и с верхней части склона рифа могут быть сметены не только ветвистые, но и массивные кораллы.

Характерной экологической особенностью рифа является интенсивная и разнообразная динамика водной толщи над большей его частью. Активная гидродинамика в зоне рифа обусловлена взаимодействием сложного рельефа дна с системой разнонаправленных и изменчивых во времени движений потоков воды. Для измерения течений используются самопишущие вертушки и разного рода буйки. Для оценки величин турбулентности применяют различные красители или легко растворимые вещества, например, гипс. Красители показывают направление, скорость потока, его пространственную структуру, гипсовые шары - интенсивность потока на различных уровнях от дна.

Движущими силами гидродинамики на рифе являются океанические течения, ветровой стресс, волнение, приливо-отливные колебания уровня моря. При взаимодействии рифов с доминирующими океанскими течениями с наветренной стороны обычно имеет место подъем вод (*апвеллинг*). Одна из причин появления апвеллинга во фронтальной зоне рифа состоит в *дивергенции* потоков океанского течения, огибающего риф. Другой механизм подъема вод во фронтальной зоне состоит во взаимодействии огибающих риф латеральных потоков океанского течения с гребнями системы опор на склоне рифа на глубине 10-40 м. В результате образуется вертикальная составляющая потоков, которая проходит по каналам, разделяющим гребни, вверх, в зону волнолома. Там, где участки флета пересекаются каналами и проходами, эти потоки дают начало течениям, идущим по ним через флет в лагуну (Roberts et al., 1975; Marsh et al., 1981).

Потоки океанского течения, огибающие риф с подветренной стороны, образуют сложную систему разнонаправленных круговоротов, которые интенсифицируют турбулентный обмен и вызывают подъем к поверхности вод, обогащенных *биогенами* из нижних слоев *эвфотической* зоны. Действие

волнового стресса в наибольшей степени проявляется на флете наветренного рифа. Под влиянием волнения за счет энергии рассеивания волн во фронтальной зоне рифа уровень воды над его передним краем поддерживается на 20-40 см выше, чем в окружающем океане и в лагуне при средней высоте волны 1.5-4 м. В результате в лагуну идет мощный поток воды. Интенсивность этих потоков меняется в течение суток в зависимости от фазы прилива. Так, за одну фазу прилива на атолле Эниветок поступало около 66-108 м³ воды, или около 60% от ее общего притока (Atkinson et al., 1981).

На флете рифов, не испытывающих значительного волнового стресса, основной движущей силой течений являются приливно-отливные колебания уровня. В этих условиях в зависимости от фазы прилива меняются не только скорость, но и направление течений. Как известно, приливно-отливные течения носят возвратно-поступательный характер. Даже при небольшой амплитуде приливов (20-40 см) скорость течения может достигать 80 см/с при средних её величинах 10-30 см/с. В приповерхностном слое вод лагуны происходят ветровые дрейфовые течения, направленные в сторону подветренного рифа. В нижних горизонтах водной толщи возникает компенсационное течение противоположного направления (рис. 9). Скорости дрейфовых течений в верхнем слое лагун атоллов в среднем близки к 10 - 50 см/с (Арх, 1948; Новожилов, 1985).

О высокой интенсивности турбулентного обмена вод в зоне рифов свидетельствует тот факт, что даже в полузамкнутых глубоких лагунах атоллов практически отсутствует вертикальная *стратификация* вод. Благодаря волновому воздействию, приливно-отливным течениям и турбулентности даже в полузакрытых лагунах в диапазоне от 6-12 до 30-40 суток происходит полный обмен вод (Арх, 1948; Новожилов, 1980). Время обмена воды в закрытой лагуне атолла Фаннинг, которая сообщается с океаном двумя относительно узкими проходами, оценивается в 8 месяцев (Gallager et al., 1971).

Соленость вод в зоне рифов формируется главным образом благодаря

испарению и дождевым осадкам. Испарение, и весьма интенсивное, идет в перегретых водах мелководий, а также на обнажающихся во время отлива участках дна. Дождевые осадки особенно интенсивны в зонах приконтинентальных рифов или рифов у крупных гористых островов. Таковы, например, рифы Вьетнама, Новой Гвинеи, восточных побережий Австралии. Выпадение осадков увеличивает сток с суши, что также оказывает влияние на соленость, особенно вблизи крупных рек. Сильное опреснение вод особенно в зимние сезоны дождей в таких районах часто приводит к полному отмиранию кораллов. В обычных условиях соленость в рифовых зонах варьирует незначительно, как правило, в пределах нескольких десятых промилле. Однако даже незначительное (на 2-3‰) и кратковременное изменение солености, особенно ее понижение, может губительно сказаться на рифах.

Диапазон колебаний температуры воды на рифах также не очень большой. Исключением могут быть рифы высоких широт, расположенные у границ тропической зоны. Это рифы северного Вьетнама - от 18 до 30 С°, Персидского залива - от 16 до 40 С°, западного побережья Австралии (Аброльхос) - от 17 до 26 С° (Kinsman, 1964; Pickard, 1983; Yet, 1989). В толще воды лагун и склона рифа колебания температуры воды составляют всего лишь доли или несколько градусов. В виду интенсивной гидродинамики вод на рифах вертикальная термическая стратификация выражена очень слабо. Вертикальный температурный градиент даже на глубинах до 60 м составляет всего 0.5-2 С°. Иногда на глубине 18-20 метров наблюдаются небольшие *термоклины* понижения температуры, приходящие во время приливов из придонных слоев. Самая низкая температура, при которой рифы способны существовать, равна 18°C. При температуре ниже 20.5°C герматипные кораллы не могут размножаться, поэтому распространение коралловых рифов ограничено зоной, где эта температура не опускается ниже.

О большой роли органического вещества в *трофодинамике* коралловых рифов говорит обилие в составе донной фауны фильтрующих животных,

зоопланктона и преобладание в их кишечниках неоформленной *детритной* массы (Odum, Odum, 1955; Marshall, 1965; Сорокин и др., 1983). Органическое вещество содержится в воде в растворенном (РОВ) или взвешенном (ВОВ) виде. Его типичное распределение на разрезах от океана через наветренный риф в лагуну показано на диаграмме (рис. 10).

Как следует из представленных данных, содержание ВОВ в водах рифов в среднем на порядок выше, чем в окружающем океане (1 - открытый океан, 2 - несколько км от рифа, 3 - риффлет, 4 - лагуна). В воде над флетом оно, как правило, достигает максимума. Над флетом тихоокеанских атоллов оно составляет 100 - 150 мкг С/л при его содержании в водах открытого океана, поступающих на риф, 10 - 30 мкг С/л. В зоне риффлета барьерных рифов оно возрастает до 200 - 500 мкг С/л. В водах рифов, подверженных антропогенному воздействию, отмечается повышенное содержание ВОВ до 400 - 700 мкг С/л (Сорокин, 1990).

Одним из главных источников поставки органического вещества из бентосных и придонных сообществ рифа в толщу воды является прижизненное выделение в воду части фотосинтетической продукции, производимой донной растительностью, фитопланктоном и кораллами. Фитопланктон и донная флора выделяют в воду значительную часть (от 5 до 40%) продукции фотосинтеза в виде растворенного органического вещества, которое состоит преимущественно из низкомолекулярных ассимилятов типа гликолевой кислоты, сахаров, аминокислот и фенолов. На основании этих данных поток РОВ с поля макрофитов на флете в толщу воды можно оценить ориентировочно в 300-600 мг С/м² в сутки. При средней глубине в 1-2 м этот поток может обеспечить суточный прирост РОВ 0.2-0.4 мг С/л, что в среднем в 2 раза превышает величину средней суточной деструкции в водах рифов (Сорокин, 1990). Если принять, что поток органического вещества в толщу воды из донных биотопов рифа сбалансирован с его деструкцией в толще воды, тогда при средней глубине 5 м его величина

должна быть близка к $0.5-1 \text{ г С/м}^2$. Прямые наблюдения над распределением концентрации ЛОВ (лабильное органическое вещество) в водах рифов показывают, что над риффлетом, занятым живыми кораллами, запас ЛОВ в воде в 1.5-4 раза выше, чем в окружающих водах шельфа. Содержание ЛОВ за время прилива (5-6 ч) увеличивалось в среднем на 1 г С/м^2 . Такой прирост наблюдался на вьетнамских рифах атолла Синтон, бухты Вунгро и различных островах центрального Вьетнама в Южно-Китайском море. При данном уровне обогащения воды рифа ЛОВ за приливной цикл суточную отдачу органического вещества активно функционирующим рифом можно оценить в 2 г С/м^2 , или около 20-30% от его суточной первичной продукции (Сорокин и др., 1983). На вьетнамских приконтинентальных рифах в формировании взвеси участвует *аллохтонное* органическое вещество, которое поступает с суши с речными стоками. Одним из важных источников аллохтонной органики служат нагоны сине-зеленых водорослей с окружающих морских акваторий, а также предположительно и ветровой нагон на рифы органической взвеси и планктона, которые скапливаются в поверхностной пленке (Сорокин, Тяпкин, 1984; Сорокин, 1990).

В формировании взвеси рифовых вод преобладающее значение имеют растительный детрит, микрофлора, микро- и мезопланктон, слизь с примесью зооксантелл, которую выделяют кораллы и крупные моллюски тридакны. Коралловая слизь служит структурной основой для формирования микроагрегатов. Хлопья слизи адсорбируют на себе микропланктон, частицы детрита, домики аппендикулярий и личинные шкурки рачков-планктеров, вырастая при этом до размеров от 0,5 до 2-3 см. Поскольку слизь содержит в своем составе липопротеины, полисахариды, а также большое количество зооксантелл, она в значительной мере обуславливает высокую питательную ценность для охотно питающихся ею планктеров и рыб (Johannes, 1967; Hatcher, 1983).

Отдача взвеси донными сообществами рифа наиболее интенсивно идет в зоне внешнего края риффлета, характеризующейся высокой автотрофной продукцией и интенсивным воздействием волнения. Снос образующейся взвеси направлен в сторону тыльной части риффлета и в лагуну. В количественном отношении этот снос на наветренном рифе атолла Эниветок оценивается в 800 г *C*, 100 г *N* и 2 г *P* за сутки в расчете на 1 м протяженности рифа (Johannes, Gerber, 1974). Одним из главных источников поставки органического вещества из донных биотопов в толщу воды является прижизненное выделение фотосинтетической продукции производимой кораллами, донной растительностью и фитопланктоном. За суточный приливный цикл, функционирующий риф отдает 20-30% первичной продукции. На основе экспериментальных данных Ю.И. Сорокиным сделана оценка отдачи органического вещества донными сообществами рифа, в которых преобладают кораллы. При массе кораллов 5-10 кг/м² она будет выражаться величинами 0.4-0.8 г/м³ органического вещества за сутки на глубине 1 м. Учитывая все выше сказанное, можно говорить о том, что значительная часть создаваемой автотрофной продукции в процессе *биотического* круговорота проходит через пул РОВ и взвеси (Сорокин. 1990). Органическая взвесь обладает высокой пищевой ценностью. Взвесью питаются сами кораллы, горгонарии, многие рыбы, она преобладает в пищевом комке зоопланктона рифа (Johannes, Gerber, 1974; Endean, 1982).

Основное значение запаса органического вещества в толще воды состоит в том, что, будучи подвижным компонентом экосистемы рифа, он играет роль связующего звена между всеми ее биотопами и, прежде всего между наветренной частью рифа, где преобладают процессы автотрофной продукции, и биотопами лагуны, в которой преобладают процессы гетеротрофной деструкции (Сорокин, 1971; Sorokin, 1978).

3. Основные строители рифа и его обитатели

3.1. Рифообразующие кораллы, макрофиты и зообентос

3.1.1. Кораллы

Поскольку сообщества кораллов, как следует из всего вышесказанного, являются основополагающими и в построении каркаса рифа, и в формировании зональности на рифе (как *геоморфологической*, так и *биономической*), и в регулировании его энергетического баланса, то в первую очередь мы и рассмотрим сообщества кораллов. Кораллы являются *кишечнополостными* животными - целентератами (COELENTERATES). Не будем вдаваться в тонкости систематики, но для облегчения понимания следующих разделов книги остановимся на некоторых основных моментах таксономии и морфологии кишечнополостных и используемых терминах.

Кишечнополостные объединяют два типа животных: бесскелетных STENOPHORA (гребневики) и скелетообразующих CNIDARIA (стрекающие), к которым относятся медузы, актинии и все кораллы, имеющие ядовитые стрекательные клетки. Книдарии делятся на два класса - Anthozoa и Hydrozoa. Главное их отличие состоит в том, что первые в течение всей жизни существуют в виде *полипов*, не считая личиночной стадии, тогда как вторые на жизненных ранних циклах имеют медузоидную стадию. В свою очередь Anthozoa делятся на две группы - подкласс Hexacorallia (или *шестилучевые* кораллы) и подкласс Octocorallia (*восьмилучевые* кораллы). Естественно, что подклассы подразделяются на отряды, отряды на семейства и так далее (рис. 11). Отметим, что к шестилучевым кораллам относятся *склерактинии*, а к восьмилучевым - *горгонарии*, *альционарии*. Это основные действующие лица в формировании коралловых сообществ. Кроме этого нам встретятся солнечный, или голубой, коралл *гелиопора* и жгучий гидроидный коралл *миллепора*. Склерактинии образуют массивный известковый скелет и поэтому являются основными рифостроителями. Строящие риф кораллы - это колонии самовоспроизводящихся

полипов, каждый со структурой, подобной актиниям, но с двумя важными дополнениями. Они формируют твердый скелет из карбоната кальция, и их ткани содержат простые симбиотические микроводоросли **зооксантеллы**.

Рифостроящие кораллы - примитивные морские животные с простым строением тела. Наверху каждого индивидуального коралла, названного **полипом**, расположена корона **щупалец** (рис. 12), аранжированных в группах, кратных шести. Они шевелятся в воде, ловя подходящую пищу. Щупальца придают кораллу сходство с цветком, которое смущало натуралистов до восемнадцатого столетия и некоторых современных пловцов, полагающих, что кораллы - растения. Их животная природа становится очевидной, когда вы видите этих невинно-выглядающих, но смертельно плотоядных животных в процессе ловли и поражения парализующим секретом своей добычи.

Выступающие на колонии полипы устроены подобно анемонам. В середине щупалец находится плоский **ротовой диск** и в его центре - **рот** (рис. 13), подобная разрезу апертура, которая является единственным открытым отверстием животного к окружающей среде. Ниже этого следует узкий канал - **стомодеум**, который, в свою очередь, ведет к простой большой полости - **целенторону**. Мясистые пластины (**мезентерии**) отходят от стенки тела к центральной оси полипа. В пределах целенторона переваривание обеспечивается на поверхностях специализированных нитей - мезентерий, ферменты которых быстро перерабатывают компоненты проглоченной добычи. Поэтому большинство кораллов - потенциально эффективные хищники, хотя многие из них, кажется, развивают другие средства добычи необходимой им энергии. Общая характеристика этой группы животных – формирование опорного скелета карбоната кальция из минерального арагонита. Скелет полипа называется **кораллитом**. Он имеет базальную пластину, из которой строятся вертикальные радиально ориентированные **перегородки (септы)**. Септы чередуются в положении, соответствующем мезентериям. Группы септ, построенные в одно

время, называются **циклом**. Группы септ одинакового размера объединяются в порядки. К центру кораллита может простираться структура, названная **колумеллой (столбик)**. Скелетная **стенка** поддерживает полип. Она может быть сформирована внешними гранями септ или расширениями между септами. Новые полипы отпочковываются разделением зрелого материнского полипа или между полипами. В некоторых кораллах, полипы двигаются вверх по кораллиту и устанавливают новые базальные пластины, известные как днища и **диссепименты**. Скелетный материал между кораллитами называют **ценостеум**, и он может иметь внешние продления септ, называемые **костями** (рис. 14).

Постоянно настраивая эти скелетные элементы, полипы и создают грандиозные и удивительные сооружения - рифы. Имея размеры от 1 мм до 3 - 4 см (за исключением одиночных фунгий), эти животные формируют колонии от нескольких сантиметров до 5-6, а иногда до 9 м. Средние размеры колоний обычно имеют 10-30 см. Разнообразие форм колоний поражает даже самую богатую фантазию, но, тем не менее, их можно разделить на основные типы: **ветвистые** колонии имеют многочисленные дополнительные вторичные ветви; **дигитатные** - напоминают выставленные вверх пальцы или сигары; плоские **пластинчатые** или **таблитчатые** - обычно в виде тонких пластин со сливающимися ветвями; **массивные (холмовидные или полусферические)** могут быть размером с яйцо или с дом; **инкрустирующие** колонии растут в виде тонких пластин, которые обычно близко и плотно прирастают к субстрату; **воронковидные** колонии способны формировать представители семейства дендрофииллид (рис. 15). В то время как типы роста колоний кораллов являются, прежде всего видоспецифичными, географическое местоположение колонии, экологические факторы (действие волны, температура, освещение и плотность окружения соседними колониями) могут изменить форму колонии (Veron, Pichon, 1976; Barnes, 1987; Латыпов, 1990; Barnes, Hughes, 1999).

Сообщества рифообразующих кораллов отличаются большим видовым

разнообразием. Общее число видов только склерактиний приближается к 500 при общем числе родов около 100. Видовое разнообразие фауны склерактиниевых кораллов, равно как ее состав, варьируют на рифах разных регионов Мирового океана. Максимум родового и видового разнообразия приходится на так называемый фертильный треугольник: Малазия-Филиппины-Индонезия, где насчитывается до 360-410 видов, относимых к 70 родам (рис. 16). Родовое и видовое разнообразие кораллов на рифах Атлантики втрое меньше. Такая разница в разнообразии рифообразующих кораллов объясняется относительной молодостью Атлантического океана по отношению к Индо-Тихоокеанскому бассейну.

Широтная граница распространения герматипных кораллов определяется нижним пределом температуры 18°C , ограничивающей их рост и размножение. При снижении температуры замедляется процесс кальцификации. Для поддержания его на высоком уровне при пониженной температуре требуется больше света. Световой порог процесса кальцификации у кораллов в умеренных и холодных водах должен быть выше, но в высоких широтах освещенность в целом падает. Поэтому склерактинии в этих условиях не могут достичь скорости кальцификации, достаточной для компенсации скорости эрозии рифа, что является непременным условием его роста и, соответственно, формирования полноценных сообществ.

Исследования структуры коралловых сообществ и их зональности широко развернулись с внедрением легководолазной техники, развитием подводной фотографии, совершенствованием методов описания естественных сообществ. В основу этих исследований был положен метод трансект и рамок. На рифе прокладывают размеченный фал и затем с квадратной рамкой (обычно 1×1 м) собирают все необходимые данные; оценивают видовой состав, число и размеры колоний, площадь покрытия поверхности субстрата и т. д. При необходимости количественного учета и определения биомассы собирают

пробы кораллов и всего бентоса. В настоящее время стараются брать как можно меньше проб на коралловых рифах.

Пространственное распределение отдельных видов кораллов в донных биотопах рифа можно рассматривать как статическое отражение структуры сообщества кораллов. В числе факторов, которые влияют на характер пространственного распределения кораллов как прикрепленных донных животных, можно назвать: а) параметры среды - сила волны, уровень прилива, освещенность и концентрация взвеси в воде; б) социальные факторы – группировки особей одного или родственных видов, комменсализм или агрессия и т. д.; в) разнообразные стохастические воздействия - тайфуны, наводнения и т. п. В донных биотопах рифа постоянно существует лимит твердого субстрата ввиду чрезвычайно плотного его заселения сидячей фауной. Средний процент покрытия дна в зоне риффлета составляет 30-40%, достигая на склоне до 100%. Кораллы обычно занимают 70-90% от всей площади субстрата рифа.

Большинство кораллов характеризуется довольно широким диапазоном адаптации к воздействию внешних факторов и способностью заселять все зоны склона рифа. Однако жесткая конкуренция за субстрат приводит к их зональному распределению в биотопах рифа и к появлению *доминирующих* видов в отдельных зонах. В соответствии с зональным распределением факторов среды меняются и основные параметры структуры сообщества: видовой состав, индекс видового разнообразия, проективное покрытие, размер колоний и их возраст. Так, в зонах, подверженных наибольшему физическому стрессу, несколько наиболее приспособленных видов становятся доминирующими и занимают более половины всей площади дна, покрытой кораллами (см. рис. 5).

Даже не будучи специалистом, можно видеть некоторые элементы состава и структуры кораллового сообщества. Прежде всего, это размеры

колоний. Преобладают среднеразмерные молодые колонии диаметром 5-15 см и площадью 200-600 см². В составе видовых популяций у многих кораллов выделяются две размерные группы: очень молодые колонии, от 2 до 20 см² - и кораллы средних размеров - от 4 до 20 дм². Вообще, кораллы растут медленно. Массивные колонии увеличиваются в размере от 0.5 см до 2 см в год. Однако при благоприятных условиях (достаточное количество поступающего света, соответствующее умеренное волновое воздействие) некоторые виды могут вырастать до 4.5 см в год. В отличие от массивных кораллов, ветвистые колонии растут намного быстрее. При благоприятных условиях они могут вырасти вертикально на 10-15 см в год. Средний возраст кораллов для быстрорастущих форм акропорид и псаммокорид оценивается в 2-5 лет, для медленно растущих поритид и фавиид – в 7-11 лет. Возраст крупных старых колоний диаметром 2-3 м может достигать десятков и сотен лет. Другой важной зримой характеристикой сообщества кораллов служит преобладание тех или других ростовых форм их колоний. Разные в систематическом отношении кораллы в одних и тех же зонах имеют сходные формы, тогда как кораллы, принадлежащие к одной систематической группе, могут иметь различные формы в зависимости от условий среды (рис. 17).

Основу видового разнообразия склерактиний Вьетнама, как и на большинстве рифов Индопацифики, образуют представители 5 семейств: Acroporidae (110 видов), Faviidae (62), Fungiidae (34), Poritidae (33) и Dendrophylliidae (25), составляя 69.1% всего известного ныне состава склерактиний. Поэтому не будет лишним дать хотя бы краткую характеристику представителей этих семейств.

Акропориды (Acroporidae) представлены родами: *Anacropora*, *Acropora*, *Isopora*, *Montipora*, *Astreopora*. Большей частью это кораллы с маленькими цилиндрическими кораллитами, имеющими 12 простых септ, и сильно перфорированным (пористым) скелетом. Их полипы имеют обычно не более

12 щупалец, расположенных в один круг. Представители этого семейства являются доминирующими кораллами на большинстве рифов Вьетнама. Наибольшее число видов формируют кораллы рода *Acropora*. Эти же склерактинии имеют наиболее разнообразные формы роста колоний. Они могут быть большими ветвистыми (известными как «оленьи рога»), в виде зарослей низких кустов или огромных пластин со сросшимися ветвями и даже корковыми. Кораллиты формируются на вершинах ветвей и покрывают их радиально по всей поверхности (рис. 18). Склерактинии другого рода, относимого к акропоридам – *Isopora*, имеют сходно устроенные кораллиты, которые покрывают сплошным слоем всю колонию. В отличие от акропор они формируют преимущественно простые столбчатые или инкрустирующие колонии. Кораллы, принадлежащие к роду *Montipora* формируют обычно тонкие колонии в виде листообразных пластин или неровных корок (инкрустаций). Поверхность кораллов покрыта шероховатой с мелкими шипиками текстурой, которая окружает очень мелкие слегка поднятые кораллиты. Подобным образом устроена поверхность колоний кораллов рода *Astreopora*. Но отчетливо круглые кораллиты у этих склерактиний в несколько раз крупнее и больше выступают вверх над поверхностью колонии, чем у монтипоры. Астреопоры имеют массивные полусферические колонии. Цвет живых колоний акропорид колеблется в широком спектре от пурпурного до голубого, зеленого, желтого, коричневого и розового.

Фавииды (Faviidae) представлены родами: *Favia*, *Favites*, *Hydnophora*, *Montastrea*, *Plesiastrea*, *Cyphastrea*, *Diploastrea*, *Leptastrea*, *Goniastrea*, *Platygyra*, *Leptoria*, *Oulophyllia*, *Echinopora*. Крупные кораллиты фавиид (около 1 см) имеют отчетливо видные зазубренные на гранях септы и хорошо выраженные стенки (рис. 19). Они имеют круглую, полигональную или меандрическую форму и обычно отделены друг от друга. Полипы, как правило, формируют больше двух колец щупалец. Колонии - обычно массивные

гемисферические, но иногда инкрустирующие и составляют в среднем 20-30 см в диаметре. У некоторых фавиид (род *Hydnophora*) отдельные стенки смежных кораллитов выступают над поверхностью колонии в виде конусов, делая представителей этого рода легкими для узнавания. Колонии фавиид могут быть массивными, ветвистыми или инкрустирующими. Только колонии рода *Echinopora* имеют форму разнообразно закрученных тонких пластин, иногда образующих вертикальные ветвления. Их большие округлые кораллиты выступают на поверхности колонии. Многочисленные шипы покрывают кораллиты и всю колонию. Самые крупные кораллиты (не менее 1 см в диаметре) - с отчетливой колумеллой и сильно выступающие над поверхностью колонии - имеют кораллы рода *Diploastrea*. Они же могут формировать наиболее крупные колонии до 3 м высотой и 3-5 м в поперечнике. Цвет колоний фавиид очень разнообразен, но преобладают зелено-коричневые и желтые оттенки.

Фунгииды (Fungiidae) представлены родами: *Fungia*, *Heliofungia*, *Ctenactis*, *Cycloseris*, *Diaseris*, *Lithophyllon*, *Pleuractis*, *Podabacia*, *Herpolitha*, *Polyphyllia*, *Halomitra*, *Parahalomitra*, *Sandalolitha*. Фунгииды, или грибовидные кораллы, большей частью не прикрепляются к субстрату во взрослом состоянии. Они имеют круглую или овально-удлиненную форму одиночного коралла или колонию. Кораллиты формируют многочисленные хорошо выраженные сильно зазубренные септы, которые обычно перфорированы и образуют периферические ребра (кости). Полипы имеют больше двух колец щупалец. У многих фунгиид щупальца бывают расправленные только в ночное время, у некоторых - в светлое время суток. У представителей рода *Heliofungia*, имеющих одиночные полипы (до 20 см в диаметре), щупальца толстые до 8 см в длину почти всегда полностью расправленные (рис. 19). Фавииды рода *Cycloseris* имеют обычно не более 70 мм в диаметре и 15-20 мм в высоту. Плоские одиночные кораллы рода *Diaseris* часто

отличаются наличием клиновидной травматической фрагментации. Их высота не превышает 6-8 мм, и они населяют песчаные грунты основания рифа. За способность совершать частые резкие прыжки, с которыми связана травматичность скелета, их называют "акробатическими кораллами".

Представители родов *Lithophyllon* и *Podobacia* остаются прикрепленными к субстрату в течение всей жизни. Они являются колониальными и имеют фолиатные (листовидные) или вазоподобные колонии. Фунгииды имеют разнообразную окраску с преобладанием желто-коричневых и зеленых тонов.

Поритиды (Poritidae). Колонии формируются многочисленными очень маленькими смежными кораллитами. Их септы перфорированы мельчайшими порами и соединены прутьевидными перемичками. Полипы имеют более двух колец щупалец, которые способны к значительному увеличению и вытягиванию. Колонии рода *Porites* отличаются разнообразием форм роста, но большей частью это куполообразные структуры или микроатоллы. Некоторые колонии могут формировать короткие, но многочисленные ветви. Размеры колоний варьируют от нескольких сантиметров до более шести метров в диаметре. Кораллы рода *Goniopora* характеризуются более крупными кораллитами, чем у представителей рода *Porites*. К тому же кораллиты гониопор имеют 24 септы в отличие от 12 у поритесов. У живых колоний гониопор полипы имеют 24 щупальца в одинарном кольце, которые почти всегда расправлены, что значительно облегчает идентификацию этих кораллов в местах обитания (рис. 20). Кораллиты поритид рода *Alveopora* напоминают *Goniopora*, но они более крупные. Их септы образованы из переплетающихся в виде прутьев шипов, отходящих от стенок и частично от днищ. Цвет колоний поритид коричневый, зеленый, серый, иногда фиолетово-сиреневый.

Наряду с известковыми кораллами – склерактиниями - в строении каркаса рифа и формировании его сообщества активно участвуют другие группы

кишечнополостных со *спикульным* и роговым скелетом. Это актинии, так называемые мягкие кораллы – альционарии и горгониевые кораллы – горгонарии (рис. 21, 22), а также гидроидные кораллы миллепора. Актинии (анемоны) характеризуются более крупными, чем у склерактиний толстыми, мускульными стенками тела. Они, как правило, имеют одиночную форму существования. Их щупальца формируются в виде колец вокруг рта или покрывают всю поверхность ротового диска. Противоположный рту диск обычно прикрепляется к субстрату, но у некоторых видов способен к передвижению. Колонии мягких кораллов имеют студенистое тело, пронизанное каналами и укрепленное известковыми спикулами. Каждый полип имеет восемь щупалец и может скрываться в теле колонии. Альционарии способны противостоять значительному волновому воздействию и занимать значительную площадь субстрата на рифе. За счет быстрого роста они могут покрывать сплошным ковром погибшие колонии склерактиний (рис. 22 л). Полипы и соединительная ткань горгонарий формируют скелет, который может быть известковым или роговым. Скелет имеет форму осевых прутьев, от которых отходят вторичные ветви. Колонии обычно веерообразные (the sea-fans, рис. 22и) или прутьевидные (the sea-whips), их часто так и называют – морские веера или морские кнуты (рис. 22к). Они всегда крепко прикреплены к субстрату. Большинство горгонарий распространены на склоне рифа и на большей глубине - в его основании.

Гидроидные кораллы миллепора (жгучий коралл) формируют очень прочный известковый скелет в форме ветвистых, массивных и инкрустирующих колоний. Колонии могут быть очень большими и покрывать площадь субстрата на десятки квадратных метров. Обычно они имеют желто-коричневый цвет и мельчайшие поры, в которых размещаются полипы. Сильное покалывание, жжение, а иногда сыпь на коже, как правило, ощущает пловец при соприкосновении с миллепорой. Миллепора обычна на рифах Вьетнама, особенно

в волноприбойных зонах вблизи гребня рифа.

Важным по значению элементом сессильного зообентоса коралловых рифов после кораллов являются губки (рис. 23). Их функции в экосистеме рифа в некоторой степени сходны с функциями кораллов. Многие виды губок, как и кораллы, живут в симбиозе с водорослями и таким образом служат дополнительным источником валовой автотрофной продукции в сообществах рифа. Известковые губки продуцируют карбонатный материал и участвуют в процессах формирования и консолидации известкового каркаса рифа. Кремневые губки (склероспонгии) играют определенную роль в строении тела рифа в приглубых зонах, где скорость роста кораллов тормозится недостатком света (Hartman, Goreau, 1970).

3.1.2. Растительные сообщества коралловых рифов

Донная растительность коралловых рифов на первый взгляд кажется обедненной по сравнению с пышными зарослями макрофитов и морских трав в прибрежье морей умеренной зоны. Действительно, флора водной растительности умеренных вод по числу видов в несколько раз богаче флоры, заселяющей биотопы коралловых рифов. Здесь отсутствуют крупноталломные *макрофиты*, такие как ламинарии. Макрофиты с талломами более 1 м на рифах очень редки. Большая их часть представлена формами с очень мелкими, часто нитевидными талломами длиной 3-6 см.

В составе водной растительности рифа значительное место (до 30-40% биомассы) занимают внешне малоприметные массовые корковые известковые водоросли - кораллины. Первичная продукция донных растительных сообществ - ассоциаций, представленных плотными зарослями макрофитов и корковыми кораллиновыми, составляет от 40 до 80% от суммарной первичной продукции донных сообществ рифа. На рифах, где живые кораллы немногочисленны,

водоросли, и особенно известковые, занимают доминирующее положение в донных биотопах и играют ведущую роль в продуцировании органического вещества и карбонатного материала. Результаты анализа кернов, полученных при бурении рифов, показывают, что карбонатный материал, произведенный известковыми водорослями, может составлять до половины и более общего количества известкового материала.

Большая доля красных известковых водорослей и специализированных зеленых известковых водорослей из рода *Halimeda* в составе фитоценоза является одной из наиболее характерных особенностей донных растительных ассоциаций рифа. Донная растительность рифа подвержена интенсивному потреблению многими рыбами и донными беспозвоночными. Процесс выедания является одним из основных факторов, регулирующих состав донных фитоценозов и уровень развития водной растительности на рифе. Благодаря выеданию водорослей происходит постоянное омоложение их популяций с доминированием быстрорастущих мелкоталломных видов. В сочетании с высокой удельной поверхностью, занятой водной растительностью, это обеспечивает поступление значительной продукции в донные биоценозы рифа. В формировании сообществ макрофитов существенную роль играет сезонность, когда происходят качественные и количественные изменения в составе и структуре фитоценозов (рис. 24).

В состав растительных группировок рифов входят представители четырех основных таксономических групп водорослей: диатомовые, сине-зеленые, зеленые, бурые и красные, а также группа цветковых водных растений - морских трав. Диатомовые - одноклеточные микроскопические водоросли с кремниевой двустворчатой оболочкой - могут быть одиночными и колониальными (рис. 25). Несмотря на чрезвычайно малые размеры диатомовые водоросли являются важнейшими продуцентами органического вещества (около 25% мировой

первичной продукции), создаваемого растениями.

Микроскопирование проб песка выявило присутствие в них большого количества диатомовых и сине-зеленых водорослей. Обычно присутствуют представители 10-12 родов диатомей. При этом некоторые из них прикрепляются к песчинкам, а другие движутся между ними. Их численность в коралловом песке достигает иногда $5-7 \cdot 10^5$ кл/г. В затишных участках дна лагун диатомеи могут образовывать сплошной ковер зеленовато-бурого цвета. На таких участках дна именно диатомеи со слизистым покровом сине-зеленых водорослей производят преобладающую часть автотрофной продукции. Биомасса микроводорослей в коралловых песках составляет в среднем 1-2% от общего органического вещества и выражается величинами 0.4-1.3 мг сырого веса на 1 г песка. Такие водорослевые маты, покрывая поверхность твердого субстрата и обломочного материала, занимают от 30 до 80% площади донных биотопов рифа в зоне риффлета.

В числе наиболее распространенных на рифах зеленых водорослей прежде всего следует назвать представителей специализированного рода рифовых макрофитов *Halimeda* (рис. 26а). Это известковые водоросли с очень прочным членистым талломом, сильно инкрустированным карбонатом кальция. Они прикрепляются ризоидами к скальному и рыхлому субстрату. Халимеда часто бывает руководящим видом донных растительных ассоциаций рифа как в затишье лагун, так на скальном риффлете, и на склоне рифа, вплоть до его основания. На одном рифе могут обитать 10-20 видов халимеды. Покрытие водорослью поверхности субстрата может достигать 60-80%, а биомасса - до 20 кг/м^2 .

В составе эпифитона и перифитона обычно распространены зеленые водоросли. Они играют заметную роль на начальных этапах сукцессии рифовых сообществ. Зеленые водоросли *Ulva*, *Caulerpa*, *Cladophora* преобладают в числе первых поселенцев на восстановительных этапах растительных ассоциаций после тайфунов и ураганов. Интенсивное выедание зеленых водорослей многими

рыбами и первыми поселенцами из беспозвоночных в значительной мере ограничивают их развитие. Но они сохраняются за счет видов, имеющих высокие скорости роста. Имея оригинальную, часто ажурную форму талломов такие водоросли, как каулерпа (рис. 26б - г), падина, обычно встречаются в мелководье многих рифов и поэтому легко запоминаются, что очень помогает при исследовании водорослевых сообществ рифов.

Общее число бурых водорослей на рифах открытого океана обычно невелико 10-30 видов. Однако многие из них часто бывают доминирующими в составе растительных сообществ. В числе последних представители родов *Sargassum*, *Turbunaria*, *Dictyota* (рис. 26ж, з). В целом они тяготеют к приливно-отливной зоне, риффлету, лагунным патч-рифам с достаточно высокой турбулентностью водной толщи. Некоторые виды саргассов способны создавать густые *моноспецифичные* поселения как на индо-тихоокеанских, так и на атлантических рифах. Так, в прибрежной зоне многих рифов Вьетнама, особенно в его южной части, один-два вида саргассов формируют сплошные заросли со степенью покрытия субстрата 40-70% при биомассе от 4.5 до 6 кг/м². Некоторые из бурых водорослей - падина, турбинария - встречаются и на склоне рифа.

Особую роль в формировании фитоценозов рифов, особенно наветренного риффлета, играют кораллиновые водоросли *Porolithon*, *Sporolithon*, *Litophyllum* и подобные им кораллины. Их массивные, корковые, слабо расчлененные или бугрообразные колонии очень прочно прирастают к субстрату и с успехом выносят волновое воздействие. При этом некоторые характерные виды кораллин занимают вполне определенные экологические ниши, имея соответствующий спектр экологических адаптаций. Одни из них выдерживают самую сильную, прямую солнечную радиацию и длительную осушку, другие наиболее устойчивы к прямому волновому воздействию. Благодаря этим свойствам кораллины выступают главными рифостроителями в волнобойной зоне риф-фронта (рис. 26,

27). Другие виды - более тенелюбивые и менее устойчивые к волновому стрессу - селятся под колониями кораллов и макрофитов, на стенках каналов. Максимум их распространения приходится на подветренные стороны риффлета и на склоны рифа на глубинах более 10 м.

Кораллины, и особенно поролитон, переносящие периодическую осушку лучше, чем талломные макрофиты, способны полностью занимать площадь возвышенных участков флета, создавая постройки волнолома и гребня рифа. Участки флета, где происходит массовое выедание макрофитов рыбами и морскими ежами, занимают кораллиновые водоросли, поскольку последние доступны лишь некоторым рыбам-попугаям. Это было показано в эксперименте. На риффлете устанавливали клетки, препятствующие выеданию водорослей рыбами. Защищенные участки быстро обрастали талломными макрофитами, тогда как на открытых участках доминировали кораллины. Наконец кораллины лучше, чем кораллы, выдерживают загрязнение и вытесняют их на участках рифа, подверженных антропогенному воздействию.

Морские травы, обитающие на коралловых рифах, предпочитают мелководные прибрежные участки лагун и присклоновой платформы, занятые коралловыми песками или илистыми осадками (рис. 26к, л). На таких участках они образуют густые заросли типа лугов (sea grass beds). Эти заросли состоят большей частью из одного-двух видов, один из которых обычно доминирует. На мелководье Вьетнамских рифов формируются сплошные заросли двух видов саргассов, занимающих участки на протяжении 30-50 метров с покрытием 40-70% и биомассой до 6 кг/м^2 . На присклоновой платформе часто встречаются менее густые луга небольшой травы халофилы (*Halophila*). Для лугов морской травы на мелководьях весьма характерным является наличие своеобразных прогалин - участков дна, свободных от травы. Эти участки образуются в результате выедания травы рыбами и ежами. Днем они прячутся под кораллами и глыбами патч-риффа, а

ночью питаются, прежде всего в непосредственной близости от своих убежищ.

Проективное покрытие поверхности дна рифа водной растительностью варьирует в различных зонах от 10 до 100%. Наибольшие его значения приходятся на лагуну и риффлет, наименьшие - на зону внешнего склона, большая часть площади которой обычно занята живыми кораллами. В среднем проективное покрытие субстрата растениями в лагуне составляет 20-40%, на флете - 40-80%, на склоне рифа - 20-40%. На участках, плотно заросших макрофитами, при проективном покрытии более 50% их биомасса составляет обычно 3-8 кг/м². В лагуне в зарослях халимеды или морских трав биомасса растений может достигать 15-22 кг/м². Донные биотопы, занятые морскими травами, по уровню первичной продукции, как правило, превосходят все другие биотопы рифа, включая заросли кораллов и макрофитов. Создаваемая ими продукция в виде листьев и детрита служит важным источником питания фауны рифа. Морские травы представлены на рифах главным образом родами *Thalassia*, *Thalassiodendron*, *Halophila*, *Syringodium*, *Enhalus* и др. В зарослях морских трав обитают многочисленные беспозвоночные, особенно из группы ракообразных, на листьях морской травы встречается разнообразная флора эпифитов.

Донная растительность имеет важное функциональное значение в экосистеме рифа. Оно состоит, прежде всего в том, что донные растения рифа производят значительную долю общей автотрофной продукции органического вещества. Их вклад в общую продукцию фотосинтеза оценивается в 30-50%. Важная особенность донных растительных ассоциаций рифа состоит в том, что они представлены мелкоталломными или нитчатыми формами, а также травами, которые охотно поедаются многими рыбами и беспозвоночными. Прямое использование потребителями значительной части первичной продукции, производимой донной флорой рифа, укорачивает пищевую цепь и намного повышает эффективность использования энергии экосистемы рифа. Донные растения рифа служат прямым источником питания примерно для четверти всех

видов рыб, обитающих на рифах.

3.1.3. Мангровые заросли

Одним из важнейших компонентов растительных ассоциаций на рифах являются мангры. Мангровые заросли очень широко распространены на побережье в тропической зоне и занимают около 70% всей береговой линии. Мангровыми называют деревья из различных семейств, приспособленные к жизни в местах, которые заливаются морской водой. Мангры - это вечнозеленые лиственные леса в бухтах, лагунах и устьях рек, представленные деревьями высотой 5-15 м с многочисленными разветвленными опорными и воздушными корнями, поднятыми над грунтом до двух метров. Это преимущественно древесные виды, но они отличаются своими особенностями. Длинные стержневые корни, как у обычных деревьев, здесь непригодны, так как уже вблизи поверхности ила кислород отсутствует и скапливается ядовитый сероводород. Поэтому у мангровых деревьев появились своеобразные корни (рис. 28). Ходульные, высоко поднятые над грунтом, наземные дыхательные корни, торчащие из почвы, и коленчатые. Все эти ухищрения позволяют манграм снабжать растения атмосферным воздухом, а значит, кислородом. Так как новый ил постоянно оседает, корни мангров должны расти параллельно с ростом иловых отложений.

Мангровая растительность нуждается в особых приспособлениях, помогающих заселять вновь возникающие илистые отмели. Поскольку все вокруг окружено водой или вязким илом, простые семена не смогут прорасти в таких условиях. У многих мангров проростки развиваются из цветков или плодов прямо на дереве в виде длинных заостренных прутков. Они отрываются от дерева и втыкаются в ил или при большой воде переносятся в другое место и там закрепляются. При этом представители различных видов приобрели эти сходные

признаки независимо друг от друга.

Мангровые леса занимают ограниченную зону между самым низким уровнем моря в период отлива и самым высоким приливом. Эта зона заливается 10-15 раз в месяц, но не ежедневно, так что период времени, в течение которого она находится под водой, составляет около 40%.

В мангровых лесах пересекаются пути различных наземных и морских обитателей от микроскопических до крупных копытных и хищников, включая вездесущего человека (рис. 29). По кронам деревьев лесные жители проникают к морю. А по илистым отмелям и корням деревьев в сторону суши продвигаются, насколько позволяет соленость, морские животные. Здесь можно встретить одновременно обитателей дождевого тропического леса и литорали твердых грунтов. В кронах мангровых деревьев нередко можно встретить игуан и носатых обезьян. Летучие мыши и пчелы опыляют цветки мангров. Муравьи сшивают из листьев мангров гнезда и питаются тлями-щитовками, которые сосут сок из этих листьев. В кронах деревьев обитают разнообразные птицы. Многие перелетные птицы устраиваются в их зарослях на отдых, некоторые остаются здесь на зимовку, а местные бакланы, цапли и зимородки выют гнезда. Некоторые голуби и попугаи используют мангровые заросли как безопасное место для ночлега. В древесине мангров живут различные жучки, сверчки и муравьи, а там, где ее увлажняет морская вода, селятся сверлящие моллюски. Береговые улитки - литорины перемещаются по корням вслед за изменением уровня воды. В приливно-отливной зоне постоянно живут обитатели литорали: различные балянусы, устрицы, мидии и т. д.

В периоды приливов в мангровые заросли устремляются многие рыбы, крупные крабы, змеи и креветки, чтобы полакомиться многочисленной мелочью и особенно крабами, постоянно обитающими на всех уровнях мангровых зарослей. Крабы, пожалуй, самые разнообразные и многочисленные обитатели мангров - как илистого осадка, так и его корней. В отлив грунт просто кишит от снующих во

всех направлениях крабов размерами от крупной мухи до 10 см. При этом подавляющее большинство из них передвигается с молниеносной быстротой, иначе они и не смогли бы выжить через два-три отлива. Во время отлива полакомиться крабами слетаются цапли и другие околоводные птицы, приходят обезьяны и даже дикие свиньи. В прилив рыбы и морские змеи доедают тех, кто не успел спрятаться от сухопутных пожирателей. В общем, крабовой жизни не позавидуешь, но они живут там, несмотря на все эти перепитии.

Древесина мангров используется в строительстве, при производстве бумаги и дубильных веществ. Население постоянно собирает в манграх дрова, ну и, конечно, все съедобное. В приливы ставятся многочисленные сети и ловушки для поимки рыбы, креветок и многострадальных крабов. Велика роль мангров в биологии размножения рыб и ракообразных, которых интенсивно добывают в примыкающих участках моря. Для экологов мангровые заросли интересны прежде всего смещением сообществ. У различных сухопутных и морских животных здесь выработались приспособления для временной жизни на суше или в воде. Поэтому они могут служить модельными формами, которые позволят получить ответ на вопрос: как водные животные сумели завоевать сушу.

3.2. Сессильные и свободно живущие животные

Сообщества коралловых рифов характеризуются богатой и разнообразной донной фауной³. В числе экологических факторов, которые обеспечивают высокое видовое разнообразие донных беспозвоночных рифов, следует указать благоприятные трофические условия, обеспеченность убежищами и обилие твердого субстрата для поселения *сессильных* (прикрепляющихся к субстрату) беспозвоночных. Проба твердого грунта или колония мертвого коралла весом 2-3

³ Схематическое строение анатомии и морфологии представителей основных групп растений и животных, обитающих на рифе приведены в Приложении 1

кг может содержать более сотни видов донных беспозвоночных, относящихся к десяткам семейств. Многие из этих групп представлены на рифах сотнями видов. Число различных видов беспозвоночных на отдельно взятом рифе может составлять: фораминифер – 50-100, моллюсков - 150-500, ракообразных - 100-250, иглокожих – 50-100, полихет - 100-200 и т. д. Такое высокое разнообразие обеспечивается тонкой трофической и экологической специализацией отдельных видов, широким развитием комменсализма, симбиоза, морфологической адаптации и цветовой информации.

3.2.1. Моллюски

Одну из главных групп бентоса на рифе, как по числу видов, так и по биомассе, формируют моллюски. Они представляют весь диапазон размерных групп мейо- и макробентоса от половины сантиметра до почти двух метров, пользующихся всем спектром питания, известном для водных беспозвоночных. Вес взрослых моллюсков варьирует от нескольких миллиграммов до сотен килограммов (*Tridacna gigas*). Среди моллюсков представлены все трофические звенья, включая первичных продуцентов: *фитофаги*, *детритофаги*, *грунтоеды*, *фильтраторы*, потребляющие взвесь, планктон и растворимую органику, хищники, трупоеды, *комменсалы* и паразиты. Благодаря этому сообщество моллюсков при его достаточной плотности способно сформировать практически полную пищевую цепь. Полнота освоения моллюсками биотопов рифа обеспечивается их способностью занимать почти все основные ниши. Они зарываются глубоко в грунт и обитают в его самом верхнем слое. Моллюски живут на поверхности рыхлых и скальных грунтов, на поверхности кораллов и макрофитов, постоянно прикрепляются к твердому субстрату. Обычными являются сверлильщики мертвых грунтов, и колоний кораллов, комменсалы и паразиты, обитающие на

поверхности и в теле хозяина или жертвы.

Сообщества моллюсков представлены двумя основными классами: брюхоногими (Gastropoda) и двустворчатыми (Bivalvia).

Мелкие и средние гастроподы (размером не более 7-10 см) питаются в основном *перифитонными* обрастаниями на литорали и риффлете. Это большей частью различные литорины, нериты, морские блюдечки, их плотность достигает десятков и сотен экземпляров на квадратный метр. В тех же биотопах обитают более крупные трохиды и прежде всего наиболее известные трохусы. Это уже более крупные конические моллюски, достигающие 10-15 см. Они являются объектом интенсивного промысла. Их мясо используется в пищу, раковины ценятся в качестве сувениров, из них изготавливают пуговицы и вырабатывают известь. В щелях литорали и риффлета, в местах накопления детрита довольно часто встречаются церитиды, удлиненные улитки детритофаги - одни из самых распространенных среднеразмерных гастропод от 1-3 до 12 см. Наибольшим числом видов на рифах представлено семейство Cypraeidae. Это известные всем коллекционерам ципреи или, как их иногда называют, каури. Наиболее редкая из них «пятнистая каури» (*Cypraea valentia*, рис. 30) при хорошей сохранности может стоить до 2000 долларов. Это преимущественно ночные моллюски, питающиеся микрофитобентосом, перифитоном, детритом и частично мелким зообентосом. Большинство из них способно образовывать массовые скопления. Особенно крупные скопления (более 10 экз./м²) могут образовывать *Cypraea moneta*, *C. arabica* *C. annulis*, *C. caputserpensis*. Будучи предметом коллекционирования, ципреи собираются местным населением и туристами сотнями экземпляров, что наносит существенный ущерб их популяциям.

Все это относительно мирные животные, но одной из особенностей сообщества моллюсков рифа является обилие и разнообразие хищных гастропод. По числу видов и по биомассе хищные гастроподы в большинстве биотопов рифов составляют от 20 до 30% суммарных показателей обилия моллюсков, включая

двустворчатых Основу фауны хищных гастропод, как по числу видов, так и по численности, представляют два семейства: мурексы (Muricidae) и конусы (Conidae). Хищные гастроподы питаются другими моллюсками, полихетами, морскими ежами, звездами, кораллами. Они просверливают раковины моллюсков - жертв с помощью кислоты или убивают ядовитой слизью. Конусы выбрасывают ядовитый стилет, немедленно парализующий жертву, иногда даже такую крупную, как человек. Большинство конусов питается червями, но многие нападают на других гастропод, могут подкараулить и рыбу, а *Conus marmoreus* поедает почти исключительно других конусов. Широко известна способность крупной хищной гастроподы *Charonia tritonis* (рог тритона, рис. 31) поедать не менее крупных звезд-кораллофагов акантастеров. Харония имеет на краю своей раковины специальный козырек, которым она переворачивает звезду и поедает ее изнутри. Конусы в большинстве своем всеядны, их пищей могут быть и фораминиферы, и кладки беспозвоночных, и рыбы. Очень многие моллюски питаются кораллами. Некоторые из них (*Ovula ovum*) питаются почти исключительно мягкими кораллами альционариями (рис. 32). Большинство голожаберных моллюсков питаются также мягкими кораллами. Они обитают, как правило, на колониях кораллов и губок, которые служат моллюскам объектами питания. Многие голожаберные моллюски ядовиты. Питаясь тканями кораллов, они не переваривают стрекательные клетки-спироцисты книдарий, а внедряют их в ткани своего эпителия, используя для защиты (Robertson, 1970). Ядовитые голожаберные моллюски обычно имеют яркую окраску и причудливые формы тела, представляя одно из ярчайших явлений кораллового рифа (рис. 33). В гуще коралловых поселений нередко встречаются наиболее высокоорганизованные головоногие моллюски: каракатицы и осьминоги.

Обитающие на рифах сообщества двустворчатых моллюсков достаточно богаты как в фаунистическом, так и в количественном отношении. По численности и биомассе они составляют 10-30% суммарных показателей для всей

малакофауны рифов. Прибойную зону скалистой литорали, а также поверхности колоний отмерших кораллов на флете заселяют устрицы. Их нижняя створка плотно прирастает к субстрату, что обеспечивает надежное прикрепление моллюска. Устрицы могут формировать моноспецифичные поселения до сотни особей на 1 м^2 . Спондилусы, или шипастые устрицы, и некоторые чамы предпочитают селиться на таком же субстрате, но в более умеренной прибойности. Они имеют очень массивные в различной степени шипастые раковины, разнообразно и нередко ярко окрашенные. Их плотность значительно ниже и редко превышает 10 экз./м^2 . Большинство других сидячих моллюсков прикрепляются к субстрату с помощью биссуса. В их числе различные митилиды, птерииды, или жемчужницы, и пинны (рис. 32а, б-г). Последние предпочитают селиться в лагуне или в основании склона рифа. Мидии, модиолусы, пинны добываются практически на всех рифах ради их мяса, ну а жемчужницы, как всем известно, - ради жемчуга и перламутра. Некоторые небольшие двустворки селятся на живых кораллах, точнее, в их скелетной известковой части и часто образуют большие моноспецифичные скопления. Так, сравнительно небольшие ракушки арка (*Arca ventricosa*) и барбатия (*Barbatia bicolorata*), редко достигающие более 2 см, населяют колонии массивных кораллов до $20\text{-}25 \text{ экз./м}^2$ с биомассой более 1 кг.

Тридакны - самые крупные из когда-либо существовавших на Земле двустворчатых моллюсков. Вес отдельных экземпляров *Tridacna gigas* может превышать 300 кг при длине раковины более метра (рис. 34). Другие виды тридакн имеют размеры от 20 до 50 см (рис. 32д, е). В дневное время тридакны раскрывают свои створки и выставляют на свет края ярко окрашенной мантии. В тканях их мантии находится масса зооксантелл, таких же, как у кораллов. Тридакны, как и кораллы, могут покрывать за счет фотосинтеза большую часть своих энергетических трат, а также строить свои огромные раковины за счет деятельности зооксантелл. Доказано, что они имеют и нормально функционирующий фильтрационный аппарат. Фильтруя окружающую воду,

тридакны получают не столько пищу, сколько соли биогенных элементов, которыми обеднены тропические воды.

Тридакны характеризуются сравнительно высокой скоростью роста. Так, тридакна гигас вырастает за первый год на 10 см при следующем ежегодном увеличении на 8-12 см. За 5-6 лет она увеличивает вес от 200 г до 25-30 кг. Не самая крупная из этих двустворок тридакна кроцея (обычно 15-20 см), на рифах Вьетнама обычно встречается с плотностью поселения не менее 2 экз./м², но иногда способна формировать поселения до 70-80 экз./м² с биомассой 10-13 кг/м². Учет запасов и прироста тридакн в лагуне одного из атоллов показал, что за год населяющая её популяция (тридакна максима, 14 млн особей) производит около 120 т чистого мяса при запасе 350 т. Такие высокие темпы роста, крупные размеры и сравнительная легкость добычи делают этих моллюсков притягательным объектом рационального промысла и марикультуры, особенно если учесть, что за 1 кг сухого мяса тридакны можно получить до 100 долларов.

Весьма заметную роль в рифовом сообществе играют сверлящие моллюски. Они не так многообразны, как гастроподы, но способны густо заселять сцементированную зону риффлета и живые колонии кораллов. Это большей частью двустворчатые моллюски, имеющие небольшие размеры (не больше 10 см) и округло-продолговатую форму. По числу видов и по численности преобладают митилиды из рода *Lithophaga*, отсюда и их название - литофаги. Сверлящие моллюски сверлят живые колонии склерактиний, их отмершие скелеты, скальный известняк, раковины тридакн. При этом отчетливо отмечается специализация к субстрату у разных видов (Евсеев, Силина, 1982). Это связано со способами внедрения: химическим, механическим и комбинированным. Скорость сверления литофагами скального известняка оценивается в 2-4 мм в год (Barther, 1981). В колониях живых кораллов эта скорость не превышает скорости роста колонии. В случае превышения скорости сверления над скоростью роста моллюск начинает сверлить свой ход в обратном направлении. Иначе он будет вынужден

высверлиться наружу, где его незамедлительно кто-нибудь съест. Сверлящие моллюски играют важную роль в вегетативном расселении ветвистых форм колоний кораллов. Разрушая их механически, они значительно способствуют эрозии известкового материала, создавая рыхлый субстрат, необходимый тысячам мелких и очень мелких обитателей рифа. К тому же фильтрационная активность моллюсков-комменсалов, которая сопровождается у двустворок выделением большого количества псевдофекалий, улучшает трофические условия полипов коралла-хозяина вблизи их зоны поселения. Многие моллюски являются объектом промысла. В их числе - халиотисы, мидии, гребешки, уже упоминавшиеся тридакны, пинны, устрицы, жемчужницы и др.

3.2.2. Иголокожие

Значительную роль в формировании бентосного сообщества играют иглокожие. Они представлены на рифах морскими лилиями, голотуриями, морскими ежами, офиурами и морскими звездами. На Индо-Тихоокеанских рифах обитают более 1000 видов иглокожих, на атлантических - около 150 видов. Многие иглокожие, исключая морских звезд, образуют на рифах и, особенно в лагунах и на риффлете, достаточно плотные поселения, в том числе моноспецифичные. Они занимают все основные трофические ниши. Среди иглокожих есть фильтраторы (офиуры, морские лилии), детритофаги и грунтоеды (офиуры, голотурии), фитофаги (морские ежи) и хищники (морские звезды, частично – морские ежи). Массивный известковый скелет морских ежей служит важным источником поставки карбонатного материала в различные зоны рифа. Выедание ежами макрофитов и *спата* кораллов оказывает существенное влияние на формирование состава кораллового сообщества. Голотурии, пропуская через свой кишечник огромные массы кораллового песка, существенно влияют на формирование донных осадков и на протекающие в них продукционные процессы.

Сами иглокожие служат источником питания для многих моллюсков и рыб, а голотурии являются одним из главных объектов промысла, ведущегося на рифах.

Морские ежи представлены на рифах правильными морскими ежами - диадемами и эхинометрами и сердцевидными ежами - клипеастеридами и бриссидами (рис. 35). Плотность поселения отдельных видов может достигать 20-70 экз./м² при размере тела 5-15 см. Морские ежи - преимущественно ночные животные. Днем большинство из них прячется в укрытиях. Диадемы залезают в щели, промоины, выставив оттуда пучки своих длинных игл, достигающих в длину 30-40 см. Сердцевидные морские ежи зарываются в песок. Диадемы питаются преимущественно макрофитами и перифитоном, соскребая их с субстрата часто со спатом кораллов и мелкими гастроподами. Сердцевидные ежи питаются фораминиферами, мелкими моллюсками и микрофитобентосом. Несмотря на свою защищенность, многие морские ежи служат объектом питания многих рыб, крупных гастропод и лангустов. Некоторые рыбы способны струей воды переворачивать морского ежа (даже, казалось бы, самых защищенных длиноиглых диадем) на спину и разделываться с ним в считанные секунды.

Не менее разнообразны и заметно более красочные морские звезды и офиуры. Наиболее часто встречаются небольшие морские звезды линкии (*Linckia*), которые могут быть синими, пестро-красными, желтыми (рис. 36). Обычны для рифов безлучевые толстые, как подушки, кульциты (*Culcita*) и, наоборот, с отчетливыми лучами и крупными шипами на дорзальной стороне и ярко окрашенные протореастеры (*Protoreaster*). Более редкий, но самый известный обитатель рифов *Acantaster planci*, или терновый венец, с печальной славой губителя кораллов, и самая ядовитая из морских звезд, вооруженная многочисленными ядовитыми шипами. Большинство морских звезд всеядны. Они наползают с помощью амбулакральных ножек на пищевой объект и выворачивают на жертву свой желудок. Мелкие объекты морские звезды обволакивают желудком и поедают при передвижении на новое место. Представители двух

родов морских звезд питаются губками, асцидиями и гидроидами. В свою очередь, сами звезды, особенно их молодь и кладки, служат объектом питания для крабов и хищных моллюсков конусов, кассисов, хароний, рыб и т. д.

Офиуры - ночные животные, днем прячущиеся в укрытиях в щелях, под кораллами, камнями в различных норах. Они имеют 5 длинных змеевидных хорошо подвижных лучей-щупалец, снабженных системой длинных и подвижных амбулакральных ножек, способных секретировать слизь. Во время питания они "заякоривают" свое тело одним-двумя лучами, а остальные лучи вытягивают навстречу течению, собирая детрит и планктон с помощью слизевых тяжей, которые секретируются амбулакральными ножками. Обычно численность офиур одного вида на рыхлых грунтах держится в пределах 10-30 экз./м², а общая численность может достигать 50-70 экз./м². Число видов офиур на отдельных рифах варьирует от 5 до 40.

Морские лилии, так же, как и офиуры, входят в состав фильтрующей донной фауны рифа (рис. 37). Это свободно живущие, преимущественно ночные животные. Они имеют многочисленные длинные лучи пиннулы, которые обеспечивают им оптимальные условия пассивной фильтрации. Число лучей у разных видов офиур варьируют от 10 до 200. Большинство же видов рифовых лилий имеет 20-40 лучей. Морские лилии обитают преимущественно на склоне рифа, прикрепляясь над субстратом к чему-нибудь неподвижному, чаще всего к горгонариям, так как последние всегда селятся в зоне постоянных течений. Свои лучи они располагают в виде веера или чаши. Расчеты показывают, что через такую чашу или веер одной лилии средних размеров при скорости течения 2 см/сек, за ночь будет проходить 20-40 м³ воды. Частицы детрита и планктона, собранные слизевой сетью амбулакральных ножек морской лилии, быстро транспортируются по амбулакральному каналу в рот со скоростью 4-5 см/мин (Liddell, 1982). Будучи фильтраторами, морские лилии поставляют взвесь и остатки планктона из водной толщи в донные биотопы, а известковые скелеты со

времен палеозоя служат одним из существенных источников биогенного карбоната, формирующего рыхлые осадки рифа.

В составе подвижного макробентоса дна лагун и мелководных биотопов флота, занятых рыхлыми осадками и обломочным материалом ведущая роль принадлежит голотуриям. Они являются вторыми по значению после рыбы объектом промысла в зоне рифа (рис. 38). Масса тела взрослых особей некоторых видов (*Theleota ananas*) достигает 1-2 кг. Средняя биомасса голотурий в зонах их массового расселения составляет 100-500 г/м² при численности до 40 экз./м². Особи массового во Вьетнаме вида *Holothuria edulis* образуют скопления до 30 экз./м² при биомассе 370 г/м², а их молодь концентрируется в пятнах поселений до 1030 экз./м² при биомассе 897 г/м².

Большинство голотурий грунтоеды. С помощью своих ротовых щупалец они отбирают более питательные компоненты донного осадка: фораминифер, детритные частицы, микроводоросли. Заглатываемый голотуриями материал содержит в 2-3 раза больше бактерий, чем окружающий грунт. Доказательством избирательности питания голотурий служит факт большей обогащенности заглатываемого ими материала азотом и углеродом по сравнению с их содержанием в окружающем грунте. Это говорит об избирательном способе питания голотурий и, как показал Ю.И. Сорокин (1971, 1990), главным питательным компонентом голотурий являются бактерии донного осадка. Усвояемость ими бактериальной биомассы близка к 30 - 40%. Важнейшая экологическая роль голотурий в донных биотопах рифа состоит в биотурбации донных осадков. При достаточно высокой плотности голотурий в мелководной зоне лагун они за месяц пропускают через свой кишечник весь верхний слой осадка. Подсчеты показали, что обитающие на атолле Ронгелап 5 млн голотурий (*Holothuria atra* и *H. leucospilota*) за год пропускают через себя около 250 тыс. тонн песка (Bonham, Held, 1963). Потребляя верхний слой осадка, голотурии регулируют развитие в нем фитобентоса и микрозообентоса, подавляя развитие мейобентоса (Renaud-Mornant, 1977). Общее

число видов голотурий в бассейне Индопацифики составляет около 140-150, в пределах отдельных рифов это обычно 10-40 видов.

3.2.3. Черви

Достаточно мелкими, но одними из самых многочисленных обитателей рифовых сообществ являются полихеты и другие черви (рис. 39). Имея размеры в пределах 2–10 см, они по своему значению в трофодинамике рифа занимают одно из ведущих мест. Полихеты используют практически все доступные источники пищи и создают при этом большую биомассу, обладающую высокой кормовой ценностью. Общая численность полихет, по оценкам разных авторов, на отдельном рифе колеблется в пределах 1-130 тыс. экз./м² при биомассе 20-200 г/м². Только в одной массивной колонии коралла было найдено 1400 червей, принадлежащих к 103 видам (Grassle, 1973). Различные черви при размерах от нескольких микрон до 10 см формируют поселения численностью от 50 - 200 экз./дм³ до 2 млн/м² с биомассой до 10 г/м².

Имея небольшие размеры и высокую скорость роста, полихеты и другие черви создают существенную, а иногда преобладающую долю продукции всей донной фауны. Они вносят значительный вклад в циркуляцию энергии в экосистеме рифа и играют важную роль в рециркуляции большого количества отложений и слизи, которые они глотают с пищей. Многие виды полихет служат основным источником питания для гастропод и рыб. Обычный для всех рифов трубчатый червь *Spirobranchus giganteus* селится в различных колониях кораллов, предпочитая массивные поритесы. Разноцветно окрашенные венчики жаберной короны спиробранхусов как бы украшают колонию подобно игрушкам на рождественской елке (рис. 40). Чтобы не быть задушенным (замурованным в известковый скелет) кораллом, червь надстраивает свою трубку параллельно росту колонии. Пока не известно, как личинкам полихет удается быть не

съеденными кораллом, когда они селятся на живую колонию. Они могут обладать иммунитетом к ядовитым нематоцистам коралла или селиться на поврежденные участки колонии (например, съеденные рыбами), где живых полипов нет или они повреждены. Обладая способностью сверлить норы в колониях кораллов и рифовом известняке, эти беспозвоночные участвуют в процессе биоэрозии рифа.

Довольно своеобразно представлена на рифе одна из групп червей, относимая к гельминтам. Это свободно живущие плоские черви (Platyhelminthes). Они плавно передвигаются, плавая в толще воды за счет волнообразных движений краев тела или неспешно переползая по рифовому субстрату и его обитателям. Имея оригинальную форму и разнообразную яркую окраску, платигельминты, несмотря на их немногочисленность, вносят свой вклад в необычное разнообразие и красоту коралловых рифов, (рис. 41).

3.2.4. Ракообразные

Пожалуй, наиболее разнообразные животные на рифе, что, прежде всего бросается в глаза любому, кто опускается под воду, - это различные ракообразные. Поражают их формы и окраска: это мельчайшие циклопы и остракоды, средние и крупные креветки, крабы, большие омары и лангусты (рис. 42). Сотни видов ракообразных являются симбионтами сессильной и подвижной фауны кораллового рифа. Общее число видов ракообразных на Индо-Тихоокеанских рифах превышает 1200, в их числе около 500 видов крабов.

Одна группа ракообразных входит преимущественно в состав мейобентоса. Это циклопиды, гарпактиды и остракоды. Они распространены в рыхлых осадках, а также в зарослях макрофитов. Их численность составляет от 40-400 экз./м² до 4-15 тыс./дм³ (Шорников, 1980; Jones, 1984). Среди этих ракообразных имеются хищники, паразиты, симбионты фитофаги и детритофаги. Другая группа ракообразных представлена балянусами. Среди них есть обычные балянусы,

которые селятся на каменистом субстрате, и кораллобионты, которые живут исключительно в колониях живых кораллов, полностью вращаясь в колонию и питаясь через узкую щель, с помощью своих высовывающихся видоизмененных грудных конечностей. Основу фауны ракообразных и преобладающую биомассу создают десятиногие раки декаподы: креветки, крабы и лангусты. Эти животные, заселяющие донные биотопы рифа, исчисляются сотнями. Креветки - свободно живущие животные, комменсалы, симбионты и паразиты. Большинство креветок являются грубыми фильтраторами и детритофагами. Обитают они большей частью в лагуне и на риффлете. Крупные креветки-детритофаги имеют промысловое значение.

Лангусты на рифах представлены главным образом родом *Palinurus* (колючие и скальные лангусты). Это ночные животные, которые днем прячутся в пустотах рифа. Они представлены 5-7 видами, два-три из которых бывают массовыми и являются объектами промысла. Крабы подразделяются на раков-отшельников и родственных им крабов и истинных крабов (рис. 43). Раки-отшельники живут в раковинах гастропод и встречаются на рифе повсеместно. Особенно они многочисленны на литорали и риффлете. Практически все они - хищники, питающиеся в основном моллюсками и полихетами. Истинные крабы - самая многочисленная группа ракообразных в составе макробентоса рифов, они представлены десятками родов и сотнями видов. Большинство из них - свободно живущие животные. Они населяют рыхлые грунты и пустоты, щели известкового массива рифа. Крабы населяют все основные биотопы рифа, исключая приглубые участки внешнего склона рифа. Среди крабов есть хищники, нападающие на рыб, молодых черепах и креветок, детрито- и фитофаги, многие из них питаются мелким зообентосом. Многие виды являются комменсалами, симбионтами или паразитами кораллов и других представителей сессильной фауны. Обильная фауна донных ракообразных служит важнейшим источником питания для многих рыб, важным кормовым ресурсом являются личинки и молодь всех ракообразных.

Донная фауна рифа характеризуется, как правило, высоким уровнем видового разнообразия. Особенно высоко оно в биотопах риффлета и склона рифа. Другой ее отличительной особенностью является отчетливая вертикальная и латеральная зональность в смене сообществ зоо- и фитобентоса, существенно зависящих от характера субстрата. В то же время различные сообщества рифа в различных зонах рифов имеют достаточно много общих видов. Комплексы кораллов различных зон имеют 30 - 40% общих видов. В половине сообществ моллюсков степень сходства по общим видам не опускается ниже 30%. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется сообщество склона рифа с высокой степенью покрытия субстрата кораллами, плотностью поселения кораллобионтов (десятки экз./м²) и биомассой (тысячи г/м²).

3.2.5. Рифовые рыбы

Рассмотренное до этого необычайно высокое разнообразие коралловой флоры и фауны, обитающей на рифах, еще в большей степени касается сообщества рифовых рыб. Можно с уверенностью сказать, что по видовому разнообразию рыб сообщества процветающего рифа не имеют себе равных на планете. Наблюдателей на рифе всегда поражает огромное разнообразие размеров, форм и вариаций окрасок рифовых рыб. Достаточно сказать, что с рифами связано около 6000 видов из общего числа 20 000 видов костистых рыб (Erlich, 1975). На небольшом рифе можно найти 200-300 видов рыб, относящихся к 100-120 семействам. Рифовые рыбы отличаются и крайне высокой плотностью популяций, которая обеспечивает до 2 т массы рыбы на гектар. Сложность рельефа на рифе не позволяет отлавливать и изучать рыб традиционными для ихтиологов ловушками и сетями. С появлением акваланга стал применяться метод прямого подсчета и наблюдения вдоль трансекты. Теперь применяют фото- и киносъемку с последующей дешифровкой. Для учета мелких рыб и рыб, живущих в убежищах,

применяют различные *ихтиоциды* и наркотизирующие средства.

В состав ихтиофауны коралловых рифов большинство исследователей включают рыб, которые постоянно живут на рифах и используют их ресурсы (рис. 44), а также рыб, которые проходят на рифах часть своего жизненного цикла и встречаются там только в молодом возрасте (Goldman, Talbot, 1976). Расцвет эволюции рифовых рыб приходился на эпоху эоцена (50 млн лет назад) и проходил в значительной степени на основе развития окуневых рыб, которые и сейчас доминируют на рифах, составляя 60-70% всех видов рифовых рыб. Ихтиофауна рифов включает более 100 семейств костистых рыб, что составляет четверть из общего числа всех костистых рыб. Отличительной чертой большинства рифовых рыб являются их малые размеры. Средний размер рыб, обитающих на рифе, обычно близок к 5 см, при их вариациях от 1 до 10 см (Smith, 1978).

Наиболее массовые виды - обычно специализированные истинно коралловые рыбы. Это рыбы-бабочки, рыбы-ангелы - около 100 видов. Рыбы-попугаи - около 80 видов, рыбы-кардиналы - около 30 видов, рыбы-хирурги - около 40 видов, различные бычки - около 30 видов. К числу рифовых высокоспециализированных рыб относятся мурены, живущие в узких укрытиях, щелях и норах - около 20 видов, а также скорпены, хорошо маскирующиеся и ядовитые - более 15 видов. Среди рыб, которые живут в открытой воде (*пелагические виды*) и вообще встречаются на близком расстоянии от берега (некоторые тунцы и акулы), имеются рыбы, которые никогда не уплывают далеко от островов, подобно барракудам.

Исследователи делят сообщество рыб коралловых рифов на ряд группировок, характеризующихся общностью своего состава, поведения, черт экологии (Vivien, 1973). Возможность такого деления вытекает из оседлого образа жизни большинства видов рыб, их привязанности к определенным зонам и нишам. В приведенной схеме (рис. 45) отражена динамика этих группировок в связи с

миграциями некоторой части видов в пределы биотопов, занимаемых другими группировками. Такие миграции связаны с поисками пищи или убежищ от нападения дневных хищников.

По способу питания рифовые рыбы делятся на *планктофагов*, донных с широким спектром питания *бентофагов*, растительноядных, хищных пелагических, хищных донных. Планктофаги - это преимущественно мелкие рыбы размером 5-8 см, которые образуют в водах коралловых рифов большие стаи. К ним относятся различные сельди, полурылы, рыбы-ястребы. Они питаются фито- и зоопланктоном, иногда охотятся на мелких донных ракообразных. Эти рыбы группируются под крупными кораллами, в пещерах, крупных расщелинах риффлета. Активно охотятся из засады преимущественно рыбы-ястребы. Среди них есть только дневные и только ночные охотники, а некоторые ловят добычу круглосуточно. К планктофагам относятся специализированные рыбы морские иглы, обитающие преимущественно в водах лагун. Челюсти этих рыб вытянуты в трубочку, с их помощью они собирают планктон, засасывая его, как пипеткой. Некоторые из этих рыбок плавают в вертикальном положении. Небольшие змеевидные рыбы - садовые угри - живут в норках большими колониями на песчаном дне лагун или присклоновой платформы. Они сидят в норках, выставив до половины свое длинное тело (рис. 44з), и ждут добычу, проносимую мимо течением, - планктонных рачков, икринки или личинки рыб.

Донные рыбы помацентриды (рыбы-красотки, рыбы-сержанты) с широким спектром питания - одно из наиболее распространенных семейств истинно рифовых рыб. Это мелкие ярко окрашенные рыбки размером 3-7 см.

Большая часть этих рыб живет стаями, но есть одиночки. По поведению они похожи на птиц вьюрков. Многие из них обитают в убежищах, которые самоотверженно защищают, несмотря на свой малый рост. Помацентриды питаются донными беспозвоночными: фораминиферами, полихетами, ракообразными, моллюсками. Некоторые из них используют живые кораллы не

только в качестве убежища, но и как источник питания, поедая полипы, слизь или зооксантелл. Многие помацентриды питаются преимущественно растительной пищей: перифитоном, фитобентосом, известковыми водорослями. Представители другого семейства бычки, тоже мелкие рыбки размером 2-6 см. Некоторые из них, являясь преимущественно бентофагами, живут в норках. Другие находят убежище в кораллах, трубках полихет или норках сверлящих моллюсков и оттуда нападают на зоопланктон, еще более мелкую рыбешку или охотятся на *инфауну* и мелких животных, обитающих в ветвях живых кораллов.

Наиболее ярким украшением рыбьего населения рифов являются хетодонтиды (рыбы-бабочки), которые обладают большим разнообразием форм тела и необычной раскраской (рис. 44б). Внутри группы наблюдается многообразная специализация по способу питания, что выражается в удивительном морфологическом разнообразии строения ротового аппарата. Кроме этого, у хетодонтид существует постоянство моногамных пар. Партнеры совместно охотятся в зарослях кораллов и макрофитов, имеющих разнообразную окраску, и яркая окраска, присущая каждому виду, помогает им не потерять друг друга (рис. 44 а). Некоторые виды ночью способны делать окраску более контрастной. Все хетодонтиды, кроме одного вида, охотятся днем, поскольку их жертвы - кораллы, гидроиды, губки, полихеты - не имеют привычки прятаться днем или ночью. Большинство этих рыб питаются кораллами. Наименее приспособленные поедают их вместе со скелетом, выгрызая мощными зубами куски колоний, другие поедают только мягкую ткань полипов, высасывая их из кораллитов. При этом характерно, что некоторые из них предпочитают питаться кораллами какого-либо одного вида. Некоторые рыбы-ангелы питаются только губками. Имея крепкие и острые зубы эти "ангелы" выдирают куски тела из обычно твердых губок.

Хетодонтиды, благодаря своей тонкой специализации в использовании ресурсов рифа, занимают одно из главных мест в его экосистеме. На их долю

может приходиться до половины суммарного выедания бентоса и перифитона, которое осуществляется всеми коралловыми рыбами. К рыбам с широким спектром питания относятся кузовки (или рыбы-коровки), имеющие субпрямоугольную форму тела и, как правило, мощные челюсти (рис. 46б). Они питаются асцидиями, губками, донными ракообразными, макрофитами и соскребают корковые водоросли.

Одной из многочисленных как по числу видов, так и по абсолютной численности и биомассе групп рифовых рыб являются рыбы-бентофаги. Сюда относятся различные губаны, морские лещи, караси, кардиналы, барабули, спинороги, рыбы-ежи и т.д. Многие виды этой группы обычны и в ихтиофауне умеренных вод. Рифовых бентофагов объединяет наличие мощных челюстей и специальных глоточных зубов. С помощью этого зубного аппарата они способны раздавливать крепкие панцири крабов, морских ежей, раковины моллюсков вплоть до очень крупных гастропод, соскабливать прочные перифитонные обрастания и даже самые прочные кораллиновые водоросли. На рифе очень часто можно видеть следы их деятельности в виде глубоких борозд на субстрате или массивных колониях кораллов. Несколько необычны в этой группе диодоны - рыбы-ежи. Это обычно одиночно живущие рыбы достаточно крупных размеров до 20-30 см в длину. Диодоны обладают мощными челюстями и питаются гастроподами, крабами, сердцевидными ежами, фораминиферами. При какой-либо опасности или угрозе нападения они наглатываются воды и превращаются в надутый шар (рис. 46д), усеянный довольно многочисленными крупными иголками.

Растительноядные рыбы представлены на рифах 5-6 семействами. Это различные рыбы-хирурги, рыбы-попугаи, кефали, морские собачки. Они имеют, как правило, небольшой рот с мощными челюстями и острыми зубами, что позволяет им грызть кусочки макрофитов, известковых водорослей, перифитон и даже кусочки живых кораллов. Для рыб-хирургов характерно наличие скальпелеподобных острых режущих пластинок по бокам тела у основания хвоста.

В случае опасности они мгновенно выставляются из специальных укрытий и могут нанести серьезную рану даже человеку. Часто бывая ядовитыми, они делают эти порезы очень болезненными. Рыбы-хирурги живут, как правило, большими стаями. Во время отлива они обычно скрываются в пещерах и щелях риффлета. С началом прилива они устремляются на флет и мелководье рифа. Выедание ими растительного покрова способствует быстрейшему заселению кораллов и их росту, а использование растительной пищи укорачивает трофическую цепь и способствует более полному использованию автотрофной продукции сообществами рифа. Рыбы-попугаи объединяют многочисленную группу высокоспециализированных необычно красочных рифовых рыб. Характерной их особенностью является наличие у них мощных челюстей, вооруженных парными прочными пластинками, похожими на клюв попугая. Они питаются перифитонными обрастаниями, известковыми водорослями, талломами макрофитов и живыми кораллами. Следы их зубов повсеместно встречаются на рифе в виде светлых полос. Размеры рыб-попугаев варьируют от 10 до 70 см. Являясь мощным фактором выедания в донных биотопах, они влияют на расселение организмов и формирование донных сообществ. Перенося и перерабатывая огромную массу донных осадков рифа и скелетов кораллов, они существенно влияют на ход осадконакопления и процессы эрозии его скального основания.

Хищные пелагические рыбы - это, прежде всего, различные акулы, ведущие образ жизни бродячих хищников вблизи внешнего края рифа, хотя нередко заходят в лагуны. Это также рыбы императоры, ставриды, окуни, сарганы, барракуды, скумбрии, тунцы, макрели. Большей частью пелагические хищники крупные - от 15 см до 1,5 м, ведущие одиночный образ жизни рыбы. Некоторые могут объединяться в стаи как ставриды и барракуды. Живут они обычно в лагунах и в водах внешнего склона рифа. Некоторые устраивают засады, другие преследуют свою добычу. Питаются преимущественно рыбой, но не брезгают и

моллюсками, ракообразными и другим бентосом. Одни охотятся днем, другие - ночью, третьи в сумерках или на рассвете. Рыбы-флейты, маскируясь под палку, висят вниз головой, пассивно дрейфуют, или устраивают засаду, останавливаясь в зарослях горгоний, или у плавающих в воде палок или обрывков канатов. Всегда впечатляет встреча с барракудой. Это стремительная полная достоинства серебристая рыба, глаза которой, кажется всегда, внимательно вас изучают. Правда пока не поймет, что вы можете ее, по крайней мере, испугать (рис. 47).

Самые опасные для человека на рифе - скорпеновые рыбы (их иногда называют “рыба-камень”). Они, полностью имитируют субстрат (камни, и обломки отмерших кораллов, обросшие водорослями и т. д.) и поэтому становятся практически незаметными (рис. 48д, е). Учитывая их чрезвычайно ядовитые плохо заметные плавники, эти рыбы представляют опасность и для плавающего, и для бредущего по дну человека. Добычу, пытающуюся обгрызть камуфляжный “перифитон” на спине такой рыбы, она заглатывает молниеносным движением.

На рифе обитают обычные камбалы, которые полностью маскируясь или зарываясь в рыхлые осадки ловят мелкую рыбешку.

Весьма характерными представителями донных хищников являются мурены (рис. 48). Они имеют длинное змеевидное тело размерами обычно от 60 до 120 см, отдельные виды могут достигать 2 м. Они охотятся преимущественно ночью. Днем мурены находятся в своих постоянных убежищах-норах. Охотятся мурены, нападая из засады или активно преследуя будущую добычу. Питаются мурены преимущественно рыбой, и лишь представители одного рода питаются крабами и морскими ежами. При приближении пловца к их норе небольшие мурены стараются скрыться или лишь слегка высовываются из нее. Средние и крупные мурены сначала делают угрожающий небольшой выпад вперед на несколько сантиметров, показывая при этом иногда очень впечатляющие зубы. Когда человек не испытывает испуга или вообще на нее не реагирует, а напротив,

продолжает можно сказать дерзко любопытствовать, мурена предпочтет поменьше высовываться из норы, но будет пристально следить за происходящим. Если дальше продолжать досажать мурене, она спрячется глубоко в нору или укусит вашу руку или то, что в ней находится. И в этом случае можно ощутить, что хватка у нее смертельная, т. е. по доброй воле она уже не разомкнет челюсти, если это будет рука. Похожие на мурен и змей угри, они так и называются змеиные или садовые угри, обитают на песчаном дне лагун (рис. 44з). Это, как уже отмечалось, типичные засадчики, которые зарываются в песок и скрадывают жертву, или собиратели донных раков, которых угри выкапывают из песка.

Высокое видовое разнообразие рифовых рыб обеспечивает необычайно высокую плотность их сообществ, достигая в среднем от 20 до 32 ц. ихтиомассы на 1 гектар или от 30 до 230 г/м². Эти величины более чем на порядок превышают показатели биомассы рыб, которые характерны для высокопродуктивных вод прибрежных районов умеренных широт. Взрывные и ротеноновые пробы рыб (т. е. всех оглушенных и усыпленных наркотиками) на Большом барьерном рифе Австралии дали наивысшие показатели суммарной биомассы - более 2 тонн на гектар. Плотность скопления рыб на рифах может достигать 70-140 экз./м² и 300-600 экз./м³ (Stevenson, Marshall, 1974). По усредненным данным, максимальное разнообразие и показатели биомассы фиксируются в биотопах внешнего склона рифа. Это обусловлено обилием в этой зоне мелких рыб-планктофагов и питающихся ими хищниками. Это место интенсивного роста кораллов и известковых водорослей, которые служат пищей многим рыбам. Сюда же приходят крупные хищники из открытого океана на охоту, а также на очистку от паразитов с помощью чистильщиков (рыб, креветок), которые обитают именно в зоне внешнего склона рифа (Stevenson, Marshall, 1974; Goldman, Talbot, 1976).

В каждой зоне рифа (лагуна, риффлет, склон рифа и т.д.) определенные виды предпочитают специфические экологические ниши и вообще испытывают необходимость смены “арендуемых” ниш согласно ритму суточной миграции.

Происходит своеобразное чередование “ночной” и “дневной” смен. Суточная ритмика, миграция, а также элементы социального и территориального поведения имеют большое значение в сообществах коралловых рыб, что не так ярко выражено у рыб других районов. В составе рифовых рыб преобладают рыбы, имеющие четко выраженную суточную ритмику активности (Gout et al., 1997; рис. 49). Периоды поисков пищи сменяются периодами отдыха или спасения от нападения хищников. Это связано со стратегией решения двух основных задач; наилучшего использования кормовой базы при наименьших потерях от выедания хищниками. Решение первой задачи достигается периодическими миграциями в течение суток к местам нагула. Вторая задача решается путем образования стаи, в которой легче выжить, или ухода рыб в индивидуальные убежища. Суточные миграции - это обычный элемент поведения многих видов рифовых рыб. Вертикальные миграции характерны для мелких стайных рыб, которые нагуливаются в толще воды, а отдыхают на дне рифа. Миграции с рифа в толщу воды и в донные биотопы прилегающего шельфа характерны для рыб, нагуливающих преимущественно в ночное время. Днем они прячутся в укрытиях рифа или в зарослях макрофитов, а ночью выходят кормиться в окружающие воды или в донные биотопы.

Стайность рифовых рыб следует рассматривать как важную особенность адаптивного поведения (рис. 50). Она помогает не только избегать выедания на путях миграций, но и облегчает поиск этих путей за счет более "опытных" старых рыб. Информация о путях миграции таким образом сохраняется и закрепляется в поколениях популяции (Мантейфель, Рудаков, 1961; Gout et al., 1997). Многие рифовые рыбы имеют свои индивидуальные убежища. Обилие разных щелей, норок и других укрытий на рифе позволяет разным рыбам надежно спрятаться. При этом они каждый раз возвращаются в свое убежище и активно его защищают. Практически каждое убежище работает в две смены. Днем в нем прячутся одни виды. Ночью - другие. Наличие достаточного количества убежищ определяет в

значительной мере численность популяций отдельных видов рыб (Sale, 1984). Рыбы-хирурги группами отчаянно охраняют свои пастбища. На чужака, даже значительно крупнее и их, они активно набрасываются и выдворяют со своей территории. При этом члены группы знают друг друга в лицо и чужаку, даже своего вида, также иногда приходится не очень сладко.

Информативное значение необычайно разнообразной и сложной раскраски состоит, прежде всего, в предупреждении о своей несъедобности. Даже если рыбы не ядовиты, они имеют шипастое костлявое тело или специальные шипы, как у рыб хирургов, затрудняющие их заглатывание даже крупными рыбами. Многие рыбы используют камуфляжную окраску для дезориентации хищников. У них имеется темное пятно у основания хвоста, напоминающее глаз. Апикальный конец тела, раскрашенный соответствующим образом, имитирует голову и вводит хищника в заблуждение (рис. 44г). При попытке захватить рыбу с ложной головы добыча заклинивается у хищника в пасти шипами жертвы, и он вынужден выпустить ее. Моногамным парам окраска помогает распознавать партнеров. Молодь у таких рыб окрашена иначе. Различия в окраске молодых и взрослых особей с разным социальным статусом аналогичны обручальному кольцу, ограждающему замужнюю женщину от ненужного внимания со стороны холостяков (Ehrlich et al., 1977). Вызывающе яркая окраска присуща ядовитым скорпеновым рыбам (рис. 50).

Одним из признаков высокой степени зрелости и сложности организации экосистемы коралловых рифов является широкое развитие комменсализма и симбиоза. Многие коралловые рыбы имеют четко выраженный хомминг привязанность к своему дому. Они живут в целомах голотурий, между ветками кораллов и иглами морских ежей, в щупальцах актиний, в норках с креветками. Наиболее распространенным видом межвидового симбиоза рыб рифа является очистка некоторыми специализированными рыбами-чистильщиками рыб -

клиентов от эктопаразитов, бактериальных обрастаний больных тканей. Рыба-чистильщик получает пищу, а клиент освобождается от заразы и болячек. Такой вид симбиоза сопровождается сложными поведенческими и морфологическими адаптациями. Рыба-чистильщик имеет яркую далеко заметную окраску. Рыбы-клиенты занимают определенную позу на все время чистка. Небольшие стайки чистильщиков могут иметь постоянное место обитания, как бы специфические станции обслуживания. На одной из таких станций на Багамских островах за 6 часов было "обработано" около 300 рыб (Limbaugh, 1961). При этом рыбы-чистильщики никогда не встречаются в желудках клиентов. Более того, когда рыба-клиент считает, что ее достаточно хорошо почистили, она дает знак рыба-чистильщику и та немедленно покидает рот клиента. В тропических водах рыбы интенсивно подвергаются атакам паразитов и бактерий, и само существование сообществ рыб во многом зависит от функционирования рыб-чистильщиков. Многие их виды, скорее всего, вообще не могли бы существовать из-за болезней и паразитов без их постоянной обработки чистильщиками.

Весьма важна роль рыб в регулирующей функции в экосистеме рифа. Травоядные рыбы ограничивают быстрое распространение и увеличение морских водорослей, которые являются основными конкурентами с рифообразующими склерактиниями при колонизации твердого субстрата жизненно важного на рифе. Кроме того, рыба - один из основных источников получения животного белка для огромного населения рифовой зоны во всем Море.

4. Коралловые рифы Вьетнама

Исследования рифов и коралловых сообществ проводились с помощью автономного водолазного снаряжения согласно общепринятой гидробиологической методике (Petersen, 1914; Скарлато и др., 1967) с применением техники рамок и трансект (Loya, Slobodkin, 1971; Maragos, Jokiel, 1976). Двухсотметровые

трансекты с пометровой разметкой устанавливали в открытых и закрытых бухтах, на мысах, у скальных, каменистых и песчаных берегов, чтобы максимально охватить разнообразие рифовых сообществ в исследуемом районе (рис. 51, Приложение 2). Вдоль трансект на каждом квадратном метре проводили учет числа ветвистых, массивных, инкрустирующих и воронковидных колоний склерактиний, степени покрытия субстрата кораллами рамкой, разделенной на 100 квадратов, а также численности массовых видов моллюсков и иглокожих (рис. 52, Приложение 3). В массовых скоплениях беспозвоночных оценивали плотность поселения и биомассу каждого вида на площади 10-30 м². На участках, покрытых мягкими грунтами, брали семь проб водолазным дночерпателем площадью захвата 0,025 м² и производили учет животных и растений в 2-5 рамках площадью 1-10 м². Для определения уровня сходства различных сообществ друг с другом использовался показатель сходства Серенсена (Serensen, 1948)

В большинстве названий работ, посвященных изучению рифов, используется термин «*сообщество*». Но в них исследуются преимущественно состав склерактиний (Loya, 1972; Done, 1977; Bouchon, 1981; Grigg, 1983; Kuhlmann, Chevalier, 1986), анализируются лишь количество особей и площадь покрытия другим макробентосом (Mergner, Schuhmacher, 1974; Mergner, 1979), или только регистрируются жизненные формы склерактиний, альционарий, горгонарий, актиний и водорослей (Bradbury et al., 1986). В задачи настоящей книги не входит анализ разных взглядов на понимание содержания и объема термина «*сообщество*». Отметим только, что многочисленные определения сообществ сводятся к двум концепциям. Во-первых, это статистически регулярно повторяющиеся группы совместных видов, опознаваемые по количественному преобладанию характерных видов, - сообщества в понимании Петерсена (Petersen, 1914); во-вторых, это объединение живых организмов, населяющих единый участок среды обитания, с биологическими связями и взаимообусловленностью в составе и количественном соотношении видов - биоценоз по Мёбиусу (Möbius,

1877).

В данной книге под сообществом подразумевается *совокупность водорослей и животных, совместная встречаемость которых с характерной структурой доминирования определенных видов обусловлена влиянием среды*. Сообщества выделяли по доминирующим видам. Критериями доминирования служили показатели биомассы видов, плотности поселений, степени покрытия субстрата в комплексе и в отношении друг к другу. В качестве целостной наименьшей единицы сообщества принималась *фация: группа видов, существующих в пределах определенной области глубин и физико-химических свойств морского дна* (Lorenz, 1863). Участки или полосы рифа, занимаемые одним или несколькими видами склерактиний с высокой степенью покрытия субстрата, называются общепринятым термином “зона” (Goreau, 1963; Wells, 1954; Loya, 1972; Maragos, 1974a; Sheppard, 1980, 1982). Зона обычно именуется по названию одного-двух доминирующих видов.

Коралловые рифы Вьетнама относятся к эпиконтинентальному муссонному типу (Dawydoff, 1952; Латыпов, 1982, 1987; Преображенский, 1986; Сорокин, 1990). Они находятся в периферической части Южно-Китайского моря, мелководные воды которого высоко эвтрофированы и сильно заилены из-за большого количества приносимого терригенного материала. Другие гидрологические условия также отличаются от оптимальных для рифообразующих кораллов (Латыпов, 2005). Соленость, например, в Тонкинском заливе может снижаться до 26‰, а температура его вод в зимнее время опускается до 16° из-за близости к северному тропику. Сильные северо-восточные муссонные ветры вызывают в прибрежных водах продолжительное волнение до 3 м высотой с периодом 6 сек. Во время юго-западных муссонов на побережье Вьетнама обрушиваются до 5-10 тайфунов с сильнейшими штормовыми волнениями (Vo, Hodgson, 1997). Все это оказывает заметное влияние на

особенности формирования рифов, которое происходит, как правило, на каменистом, скально-каменистом субстрате и реже на кораллогенных отложениях голоценовых рифов. Вьетнамские рифы отличаются небольшой вертикальной и горизонтальной протяженностью и малой мощностью современных рифогенных отложений. Они бывают, как правило, протяженностью не более 200-300 м, редко достигая глубины более 20 м, и не всегда имеют хорошо выраженную морфологическую зональность. У многих вьетнамских рифов риффлет и склон рифа слабо выраженные. На других рифах, особенно на глыбово-каменистом субстрате, наблюдается лишь отчетливо выраженный склон рифа. Тем не менее, все рифы Вьетнама имеют хорошо выраженную вертикальную *биоэкономическую* зональность, которая прослеживается в смене доминирующих видов, состава и структуры коралловых сообществ и сопутствующего им макробентоса.

Вьетнамская береговая линия протяженностью более 3200 км, пересекает 15 широтных градусов от Сиамского залива на юге (8° N) до границы с Китаем на севере (23° N). Площадь прибрежных вод составляет около 206 тыс. км² и включает почти 3000 островов (в расчете до глубины 50м). Вьетнам и его береговая линия подразделяются на четыре основные части: Тонкинский залив, центральный и южный Вьетнам и Сиамский залив (Thanh, 1999).

Рифообразующие кораллы и рифовые постройки приурочены к твердым грунтам. Только береговая линия между 16° и 19° с. ш. формируется движущимися песками, а в мелководной прибрежной зоне недостаточно твердого субстрата, пригодного для коралловых поселений. Колебания температуры отмечены от 18° до 32° C, а солености - от 28‰ до 40‰. Вдоль вьетнамской береговой линии в море впадают 114 больших и малых рек. При этом условия, ограничивающие распространение рифов существуют в приустьевых зонах двух больших рек – Красной на севере и Меконга на юге страны. Экосистема коралловых рифов Вьетнама отличается высокой биологической продуктивностью. Первичная продукция вьетнамских рифов составляет 30-100 мг С/м³ в день, что превышает

продуктивность открытых вод почти в 100 раз (Сорокин, 1986; An, 1994).

Вьетнамские рифы находятся в тропической зоне, которая подвержена влиянию муссонов, отчетливо подразделяющихся на влажный юго-западный (май-сентябрь) и сухой северо-восточный (октябрь-апрель). Сильные ливневые дожди во время влажного сезона в сочетании со стоками крупных рек почти в каждой прибрежной провинции (особенно рек Красной и Меконга) способствуют приносу в море большого количества пресной воды - от 5 до 400 миллионов м³, и терригенного осадочного материала - до 200 тыс. т. Непосредственно на коралловом рифе в обычное время осаждается до 70-100 г/м² осадка в сутки, количество которого во время тайфунов увеличивается на порядок (Moschenko, Gladkov, 1989; Vo, Hodgson, 1997; Даутова и др., 1999а, б). Сочетание мелководного шельфа (< 50 м) с глинистыми грунтами, частым опреснением морской воды и приносом терригенных осадков накладывает заметное воздействие на формирование коралловых поселений этого региона, существенно снижая прозрачность воды, и, следовательно, влияя на фотосинтетические возможности герматипных кораллов.

Рифообразующие кораллы Вьетнама формируют различные рифовые постройки вдоль побережья и вокруг островов. Это могут быть небольшие примыкающие рифы, которые окаймляют побережье, барьерные рифы, отделенные от материка водным пространством (остров Ре и риф Жианг Бо) и атоллы (о-ва Спратли) в открытой части Южно-Китайского моря (Латыпов, 1990; Ken, 1991 b; Yet, 1997). Во Ши Туан и Хадсон (Vo, Hodgson, 1997) считают, что во Вьетнаме образуются обычные рифы (“true reef framework”) и коралловые сады (“coral gardens”). Различные известковые структуры, образующиеся на рифах, могут формироваться поселениями кораллов, которые обычно называются “коралловые слои”, “коралловые сообщества” или “специализированные поселения”. Такие образования обычно характеризуют ранние стадии развития рифов и не имеют геоморфологической и вертикальной биономической

зональности (Hubbard, 1974; Pichon, 1974; Loya, 1976a; Латыпов, 1992б; Latypov, 1995). Все вьетнамские рифы имеют отчетливую биономическую и выраженную в различной мере морфоструктурную зональность.

Специфичность геоморфологических и климатических условий – факторы, четко определяющие разделение вьетнамских примыкающих рифов на два типа (см. рис. 2, 3). Рифы с хорошо выраженными рифовыми зонами (лагуна, риффлет и т.п.) и сформированным карбонатным каркасом. Такие рифы (структурные, по Wainwright, 1965) обычны для тропической зоны Мирового океана. На других рифах морфоструктурная зональность выражена менее отчетливо или некоторые зоны отсутствуют вообще, а их карбонатные отложения представлены маломощными слоями поселений кораллов, слабо изменяющими профиль субстрата (бесструктурные, по Wainwright, 1965 или корковые, по Latypov, 1995). Структурные рифы Вьетнама формируются главным образом в закрытых бухтах и на органогенном основании голоценовых рифов (Латыпов, 1982; Преображенский, 1986), бесструктурные - большей частью на мысах и в открытых бухтах преимущественно на каменистом и скалистом субстрате (Латыпов, 1982, 1988; Latypov, 1986, 1995; Yet, Ken, 1996; Yet, 1997). Особенно характерно для Вьетнама большое разнообразие островных рифов в крупных мелководных заливах. Тонкинский и Сиамский заливы находятся на севере и юге Вьетнама. С одной стороны, они сильно разобщены географически, с другой - их объединяют мелководность и высокая эвтрофикация вод. Наиболее изученные рифы этих заливов, имеют довольно высокую степень сходства состава и структуры сообществ, но отличаются своими характерными особенностями.

4.1. Тонкинский залив

Тонкинский залив (вьетнамцы называют его Бак Бо) глубоко вдается в материк, ограничиваясь с запада восточным берегом п-ова Индокитай (рис. 51,

Приложение 2). На востоке он простирается до западного побережья п-ова Лэйчжоу и о. Хайнань. Особое значение имеют мелководность залива и своеобразие рельефа его дна. Глубины в заливе и в непосредственно прилегающей к нему акватории Южно-Китайского моря не превышают 100 м. В его северной части обширные площади заняты мелководьем, ограниченным с юга изобатой 50 м. Широкая полоса с глубинами менее 50 м прилегает к западному берегу залива. Дно залива большей частью ровное, покрытое мягкими грунтами с преобладанием илов, илистых песков с примесью битой *ракуши* и органического материала. Илами и глинистыми грунтами заполнен его центральный желоб, ограниченный 50-60 метровыми изобатами. Мелководность залива обуславливает быстрый прогрев всей толщи воды до 29-32° С летом и охлаждение до 16° С зимой (Гурьянова, 1972; Yet, 1989). Большую роль в гидрологии залива играет обильный материковый сток, приносимый многочисленными реками, впадающими в Тонкинский залив. Только р. Красная приносит в год 137 миллиардов кубометров пресной воды и 116 млн. т взвешенных осадков (Thanh, 1984). Речные воды опресняют воды в западной и северо-западных частях залива до 26-31‰ и формируют постоянное сточное течение с соленостью 21-22‰, направленное на юг вдоль западного берега (Гурьянова, 1972; Thanh, 1984). С материковым стоком приносится большое количество терригенного материала, который покрывает мощным слоем коренные породы и рифогенные постройки. За сутки в толще воды осаждается от 25 до 60 г/м² осадка, на дне его выпадает от 16 до 100 г/м². Во время тайфунов эти показатели увеличиваются в десятки раз (Krempf, Chevey, 1936; Даутова и др., 1999а; Латыпов, 2000).

Тонкинский залив характеризуется правильными суточными приливами высотой до 3-4 м и сильными приливно-отливными течениями со скоростью в 1.5-2, нередко 3 узла.

В северном Вьетнаме, в частности в Тонкинском заливе, год отчетливо разделяется на четыре сезона, значительно отличающихся друг от друга как

режимом ветров и атмосферных осадков, так и состоянием водных масс (Krempf, 1929; Долгих, Шурунов, 1962).

Для зимнего периода (октябрь-март) характерно хорошо выраженное сточное течение опресненных вод, следующее на юг вдоль западного берега залива. Течение теплых и соленых вод в центральной и восточной частях залива идет с юго-востока из Южно-Китайского моря и проникает в вершину залива. В центральной части залива формируется круговая циклоническая циркуляция с областью активного перемешивания водной толщи (рис. 52А). Весной (апрель-май) сточное течение ослабляется и прижимается вплотную к берегу. Весь залив охватывается водами южного происхождения, местные холодные воды опускаются на дно, образуя придонное течение, направленное на юг по центральному желобу (рис. 52 Б). Летний период (июнь-август) характеризуется антициклонической циркуляцией в центре северного мелководья и южным поверхностным течением прогретых вод. В это время в юго-западной части залива и у берегов о-ва Хайнань увеличивается речной сток и происходит подъем придонных вод к поверхности (рис. 52В). Осенью (сентябрь) наблюдается переход к зимнему состоянию при частичном сохранении летней циркуляции вод (рис. 52Г).

В Тонкинском заливе насчитывается около 3000 островов, большая их часть находится в его северной части - в заливе Ха Лонг. В результате многовековых эрозионных процессов образовавшиеся острова отличаются причудливыми формами рельефа, с многочисленными бухтами, далеко врезающимися вглубь островов, гротами и пещерами, которые представляют необычно разнообразные биотические условия для формирования коралловых рифов и их многочисленных обитателей. Береговая зона сильно изрезана, отличается крутосклонностью и обилием щебенисто-глыбового материала. Подводный рельеф представлен слабо наклоненными не протяженными платформами, с чередованием террас на глубине 3, 6, 9 и 11 м и многочисленных останцев коренных пород, срезанных абразией.

Морфологические профили рифов определяются в основном геоморфологией подводного склона и в меньшей степени наличием рифогенных карбонатных отложений (Латыпов, 1992б; Latypov, 1995).

Первые предварительные сведения о фауне Тонкинского залива появились после экспедиции на судне станции “De Lanessan” (Sérène, 1937), в которых упоминалось лишь о нескольких видах склерактиниевых и горгониевых кораллов. В конце тридцатых годов XX столетия в районе залива Ха Лонг работал К.М. Давыдов. Результатом его исследований были списки донных беспозвоночных Индокитая (Dawydoff, 1952). Эти списки и общие замечания по распределению отдельных групп организмов давали ясное представление об особенностях фауны Вьетнама. Однако, как и в работе Серена, в сообщении Давыдова содержалось мало сведений о бентосе Тонкинского залива и, особенно о его кораллах и рифах. В его списках содержалось немногим больше 20 родовых и видовых наименований из различных групп кишечнополостных.

В 1958 году на о-ве Хайнань работала совместная китайско-советская экспедиция, в результате которой появились новые сведения о составе рифообразующих кораллов и по существу первые сведения о рифах Тонкинского залива (Наумов и др., 1960). Д. В. Наумов с коллегами исследовали рифы преимущественно на литорали северного и южного побережья острова. Ими установлено 37 таксонов склерактиний видового и родового уровня и основные особенности их распределения. По наблюдениям этих исследователей в распределении кораллов на рифах отмечается ясно выраженная зональность, которая мало сопоставима с рифами Ямайки и Маршалловых островов. Угнетенность исследованных рифов они связывали с их расположением вблизи северной границы распространения коралловых рифов. В заключение эти авторы пришли к выводу, что коралловые рифы о. Хайнань представлены двумя типами. Первый тип – “прибойные береговые рифы”, которые характеризуются двумя поясами: внутренним и внешним. Кораллы внутреннего пояса имеют

преимущественно массивную форму колоний – адаптивные формы, позволяющие им противостоять действию прибоя. Второй тип – “риффы закрытых бухт и лагун”, в которых кораллы часто бывают разветвлены и не образуют зон или поясов.

Не смотря на то, что эти исследователи изучили только две прибрежные зоны рифов (лагуну и риффлет), им удалось отметить определенные моменты геоморфологии рифов, поддающиеся типизации. Они выявили существование двух типов рифов, которые впоследствии будут отмечаться на других рифах и называться структурными и бесструктурными (Wainwright, 1965; Hubbard, 1974; Латыпов, 1992 а, б; Latypov, 1995).

В 1960-1961 годах проводились вьетнамско-советские экспедиции по комплексному исследованию Тонкинского залива. Была проведена гидробиологическая съемка на 105 станциях на глубине от 5 до 157 м по всей площади залива, а также на нескольких литоральных участках архипелага Байтылонг и о-ва Хайнань. По результатам этой работы был приведен список донных беспозвоночных, охватывающий около 900 видов. Его анализ и фаунистическая характеристика района, проведенные Е.Ф. Гурьяновой, остаются и в настоящее время основополагающими при характеристике донной фауны Южно-Китайского моря и условий ее обитания (Гурьянова, 1959, 1972).

В виду того, что съемка проводилась главным образом на мягких грунтах, рифы залива и их кораллы остались слабо изученными. В списке видов донной фауны было приведено 12 наименований склерактиний, преимущественно родового уровня. Лишь эти обстоятельства позволили Гурьяновой сделать вывод о том, что Тонкинский залив не идет “ни в какое сравнение” по фауне сидячих форм кишечнотелостных с Южным Вьетнамом и “мадрепоровые кораллы образуют рифы лишь у берегов Хайнаня” (Гурьянова, 1972).

В 80-90 годах прошлого столетия начались планомерные интенсивные исследования коралловых сообществ Тонкинского залива в совместных экспедициях Института биологии моря ДВО РАН и Хайфонского института

океанологии НЦНИТ СРВ. В течение ряда лет было проведено 8 экспедиций на 61 рифе в различных районах залива. В них не только изучался состав морской флоры и фауны, но и проводились геоморфологические, экологические, биохимические исследования. Исследовались как рифовая экосистема в целом, так и состав и структура составляющих ее сообществ. Во всех исследованиях применялось автономное водолазное снаряжение, что позволило значительно повысить их эффективность. Вскоре появились серии отчетов и публикаций, основанных на результатах этих исследований (Латыпов, Малютин, 1990; Ken, 1991b; Хоменко, 1993; WWF Vietnam Marine., 1994a; Latypov, 1995; Latypov, Malyutin, 1996; Yet, Ken, 1996; Латыпов, 1997, 2000 и др.).

Первые рекогносцировочные исследования четырех коралловых рифов были проведены в северной части архипелага Байтылонг по методике, общепринятой при изучении рифов (Loya, Slobodkin, 1971). На каждой из шести трансект после выделения биономических зон и их границ производился качественный сбор склерактиний (Латыпов, Малютин, 1990). В результате этой работы было установлено 82 вида кораллов с детальным описанием их зонального распределения, выявлена структура их сообществ в зависимости от степени покрытия субстрата и доминирования определенных видов (рис. 53)

Одной из особенностей рифов северной части архипелага Байтылонг является развитие массивных и корковых форм колоний (Латыпов, Даутова, 1996), а также распространение инкрустирующих колоний *Merulina*, *Podobacia*, *Echinophyllia* и т. п., которые на большинстве обычных рифов вытеснены в зону основания склона рифа, в условия ограниченной освещенности и, как правило, заиленного субстрата. Вместе с тем на исследованных рифах развиты склерактинии, широко распространенные во всей Индопацифике: *Psammocora*, *Coscinarea*, *Porites*, *Goniopora*, *Favia*, *Favites*, *Platygyra*, *Hydnophora*, *Leptastrea*.

Другая особенность исследуемого рифового сообщества – обилие и разнообразие агерматипных кораллов семейства *Dendrophylliidae*, большей частью

лишенных зооксантелл. Они составляют пятую часть видового состава склерактиний, тогда как обычно на рифах Индопацифики доля дендрофиллиид на глубине до 40 м редко превышает 5-10% (Латыпов, 1990). Вместе с тем исследованным рифам присущи отчетливая вертикальная зональность в смене бентосных сообществ, постоянство их состава и структуры. В сходных зонах рифов формируются сходные совокупности бентосных растений и животных с существенным доминированием одного или двух видов по биомассе, плотности поселения или степени покрытия субстрата. Наблюдения позволили заключить, что рифы северной части архипелага Байтылонг можно считать устойчивой экосистемой, адаптированной к низкому световому режиму из-за сильного заиления вод и их эвтрофикации. Сообщества рифов формируются герматипными склерактиниями, способными существовать в условиях низкой освещенности и агерматипными кораллами, вертикальное распределение которых не зависит от уровня освещения (Латыпов, Малютин, 1990).

В 1984-1986 годах были проведены российско-вьетнамские и самостоятельные вьетнамские исследования в западной части архипелага Байтылонг. Были изучены рифы крупнейшего в архипелаге о. Катба и ближайших к нему 6 островов (Yet, 1989; Ken, 1991b; Малютин, Латыпов, 1991, 1992б; Latypov, 1995).

В результате этих исследований вновь выявленный состав рифообразующих склерактиний позволил увеличить их видовой список вдвое. Это расширение списка свидетельствовало не только о довольно высоком видовом богатстве кораллов исследуемого региона, но и давало возможность проводить фаунистическое сопоставление с рифами других районов Южно-Китайского моря. Исследованные рифы имеют от 55 до 65% общих видов с рифами различных районов Вьетнама и Южно-Китайского моря. Более двух третей видов кораллов Тонкинского и Сиамского заливов – общие для их коралловой фауны (рис. 54). Основу высокого видового разнообразия кораллов (28.5% видового состава)

составляли, как и на большинстве рифов Индопацифики, акропориды, которые формируют моноспецифичные поселения, часто занимающие на рифах значительные площади (Латыпов, 1992а; Veron, 1995).

Как уже отмечалось выше, одна из особенностей рифов Тонкинского залива – значительная роль массивных колоний в формировании каркаса рифа. Это преимущественно представители рода *Porites*, которые распространены от литорали до основания склона рифа. Различные виды поритесов образуют крупные колонии до 2.5 м в поперечнике и более 1 м высотой или скопления колоний различных размеров до 18-25 шт./м², которые покрывают до 80% поверхности субстрата. Они, как правило, доминируют на риффлете, особенно в его внутренней части и на склоне рифа, часто с образованием микроатоллов (Хоменко, 1993; Latypov, 1995; Латыпов, Даутова, 1996). Доминирование массивных *Porites*, образование ими сплошных поселений наблюдается в сходных условиях Сингапура, Сиамского залива, Большого барьерного рифа Австралии, восточного побережья Африки (Hamilton, Brackel, 1984; Chou, Teo, 1985; Potts et al., 1985; Latypov, 1986; Sakai et al., 1986).

При исследованиях в западной части залива выявлено своеобразие морфологической зональности и формирования органогенного каркаса рифа. Можно отчетливо проследить вертикальную зональность в смене состава и структуры сообщества, но в ряде случаев затруднено выделение типичных рифовых зон – лагуны, риффлета и риф фронта. В Тонкинском заливе развиты структурные рифы с отчетливой зональностью и бесструктурные, на которых хорошо выражена лишь вертикальная зональность в смене сообществ, соответствующих таковым же на структурных рифах. Кораллогенные отложения бесструктурных рифов покрывают субстрат маломощной коркой, слабо или совсем не изменяя его профиль (см. рис. 2Б). Состав и распределение сообществ на таких рифах формируют гетеротрофную внутреннюю и автотрофную внешнюю части рифа как целостную экосистему (Преображенский, 1986; Сорокин, 1990) и

почти не отличаются от таковых на рифах с хорошо выраженной зональностью (Латыпов, 1987, 1990, 2000). Эти рифы в отличие от структурных или развивающихся рифов на различных стадиях – “коралловых слоев”, “специализированных поселений” и т. д. было предложено называть корковыми (Латыпов, 1992б; Latypov, 1995). Корковые рифы, наряду с обычными, распространены вдоль всего побережья Вьетнам и развиты в других районах рифообразования (Glynn, 1976; Tribble, Randall, 1986; Dai, 1993). Их развитие обусловлено муссонным климатом с постоянным заиливанием и регулярно повторяющимся опреснением, что приводит к периодической гибели большого количества поселений кораллов. Благоприятные условия в целом несколько продолжительнее, чем неблагоприятные, поэтому рифы постоянно восстанавливаются и существуют, хотя и характеризуются отмеченными выше особенностями.

С середины и до конца 90-х годов прошлого столетия география изучения рифов Тонкинского залива была значительно расширена благодаря совместным исследованиям вьетнамских, российских ученых и специалистов из WWF. В целом были исследованы около 50 рифов в северной, центральной и восточной частях залива (WWF Vietnam Marine., 1994a; Latypov, Malyutin, 1996; Yet, Ken, 1996; Даутова и др., 1999б; Латыпов, 1997, 2000). Выявленный видовой состав рифообразующих кораллов возрос до 188 наименований, было установлено несколько видов ранее не известных науке. По степени изученности рифы залива стали вполне сопоставимы с рифами Австралии, Индонезии и Филиппин (Best et al., 1989; Veron, Hodgson, 1989; Латыпов, Даутова, 1996).

В результате этих исследований были детально описаны состав и структура рифовых сообществ структурных и бесструктурных рифов. В каждой зоне были выделены доминирующие и субдоминирующие кораллы и сопутствующие им массовые виды макробентоса. Установлено, что в прибрежной части всех рифов формируется водорослево-коралловое сообщество с доминированием красно-

бурых морских водорослей саргассов, падин и турбинарий. Кораллы здесь немногочисленны, представлены отдельными небольшими колониями. В зоне риффлета структурных рифов и в сопоставимых с ним зонах бесструктурных рифов формируются монопоселения акропор и монтипор – основных рифостроящих кораллов всей тропической зоны Мирового океана. Склон рифа по составу кораллов и структуре их сообщества принципиально мало, чем отличается от многих рифов Индопацифики (WWF Vietnam Marine., 1994b; Yet, Ken, 1996; Латыпов, 1997, 2000).

Коралловые сообщества исследовались в соответствии с водообменными и седиментационными процессами, существующими в различных зонах рифов. Своеобразие рифов Тонкинского залива обусловлено муссонным климатом этого района, влиянием стока крупных и мелких рек, несущих охлажденные ($16-18^{\circ}\text{C}$) в зимнее время, а главное, заиленные (до 100 г/м^2 в сутки) и опресненные воды (до $28^{\circ}/_{\text{oo}}$), - т. е. условиями, далекими от оптимальных для формирования рифов. Однако, было показано, что постоянно приносимые на рифы десятки и сотни граммов осадка в сутки, благодаря высокому интегральному водообмену и интенсивному взмучиванию, не осаждаются непосредственно над коралловыми поселениями (Даутова и др. 1999а; Латыпов 2000). Под влиянием этих условий, как прямой отклик на заиливание и эвтрофикацию вод (Loya, 1976), произошла перестройка в составе и структуре сообществ за счет сокращения одних и элиминации других видов кораллов. Доминирующими в сообществе и образующими каркас рифа стали поритиды и фавииды, а не акропориды, характерные для большинства рифов. Эти специфические особенности делают рифы Тонкинского залива уникальными.

Обилие же поритесов объясняется их способностью выделять прочную слизистую оболочку, возможностью начинать размножение на 1-2 месяца раньше других кораллов и, таким образом, лучше приспособиться к стрессовым условиям - эвтрофикации воды, осушению, перегреву и опреснению на заиленном

мелководье (Ducklow, Mitchell, 1979; Tomascik, Sander, 1987; Ditlev, 1978; Holthus et al., 1989). Массивные колонии поритид и фавиид, являясь в данных условиях одними из основных производителей биогенной продукции, не только формируют каркас рифа, но и играют существенную роль в расширении его площади. Биотические и абиотические факторы обуславливают процесс разрушения колоний кораллов, за счет которого происходит пассивная колонизация новых участков дна этими колониями. В основании склона рифа образуется новый теперь уже органогенный субстрат, на котором будут селиться новые кораллы и другие представители фито- и зообентоса. Эти факторы очень важны для Тонкинского залива с его мелководностью, обилием мягких грунтов и ограниченностью твердого субстрата по мере удаления от берега.

Рифы Тонкинского залива имеют также своеобразные, по сравнению с остальными рифами Вьетнама и многими рифами Индопацифики, состав и структуру рифового сообщества. Они формируются в сложных гидрологических условиях, находятся в густонаселенном районе и служат постоянным источником пищевых, а в связи с расширяющимся туризмом и финансовых ресурсов для местного населения. Они могут и должны быть использованы в качестве модельных при решении проблемы сохранения и восстановления рифов, подверженных стрессовым ситуациям и антропогенному воздействию не только во Вьетнаме. Исходя из задачи сохранения рифов как неотъемлемого элемента природного комплекса, как части Национального богатства Вьетнама, и к тому же общечеловеческого достояния, следует подчеркнуть, что особое внимание необходимо уделить рифам островов Бо Хунг и Конг До. Об этом были информированы руководители Национального центра науки и технологии Вьетнама. Именно рифы этих островов могут быть центром сохранения и восстановления наиболее высокого биоразнообразия рифовых сообществ этого региона. В качестве первоочередной меры необходимо предусмотреть создание в Тонкинском заливе заповедников и охранных территорий.

4.2. Сиамский залив

Сиамский залив, ограниченный с востока п-овом Индокитай, а с запада п-овом Малакка, является самым большим заливом Южно-Китайского моря. В отличие от остальных участков шельфа Вьетнама, сформировавшихся на затопленной окраине литосферной плиты, Сиамский залив образовался на месте обширной депрессии, которая продолжается в северном направлении более чем на 400 км и заполнена четвертичными отложениями мощностью свыше 2500 м (Emery, Niino, 1963). Центральное понижение (глубина 60-80 м) и большая часть дна состоят из рыхлых тонкозернистых отложений, под которыми прослеживаются речные долины и более мелкие аллювиальные формы русловых фаций (Алексеев, 1978). В период зимнего муссона в Сиамский залив попадает одна из ветвей юго-западного течения, формирующихся из вод Восточно-Китайского и Филиппинского морей. По одним данным (Uda, Nakao, 1973), она доходит до центральной части залива, по другим (Sudara, 1973), незначительно отклоняясь на запад, достигает Малаккского побережья и следует вдоль него в прол. Каримата. В этот период в заливе могут формироваться круговые течения циклонического типа и апвеллинг, регистрируемые по распределению планктона (Brinton, 1963; Sudara, 1973). Во время летнего муссона течения в Южно-Китайском море формируются за счет водных масс Яванского моря, приходящих через прол. Каримата (Wyrčki, 1961). Одна из ветвей этого течения заходит в Сиамский залив и образует циклоническое и антициклоническое круговые течения. Они имеют скорость около 0.3 узла (Pongsapipatt, Sapsomwong, 1973) и охватывают всю водную толщу залива (рис. 55). Под влиянием юго-западного муссона течения направлены по часовой стрелке, а во время северо-восточного муссона - против (Pham, 1985). Приливы в Сиамском заливе неправильные суточные и суточные со средней величиной 2.7 м. На восточном побережье залива

наблюдается правильный суточный прилив с амплитудой, увеличивающейся к кутовой части залива от 1.5 до 3.5 м. В кутовой части прилив неправильный суточный с амплитудой около 4 м (Loi, 1965; Атлас океанов, 1974).

Соленость в открытой части Южно-Китайского моря не опускается ниже 32‰. В различных районах Сиамского залива соленость колеблется от 30.06 до 31.26‰, в кутовой же части в период дождей может падать до 28‰ (Emery, Niino, 1963; Латыпов, 1999). Температура поверхностного слоя воды колеблется от 24 до 30°C, достигая максимума в мае-августе и минимума в ноябре-феврале (Pham, 1985). Вода в заливе не отличается высокой прозрачностью. Видимость обычно не превышает 5 м. По своим оптическим свойствам она находится между 1-м и 5-м прибрежными типами вод. Наименее прозрачная вода в кутовой части залива и у островов архипелага Антхой (5-й прибрежный тип), наиболее прозрачная (1-й прибрежный тип) на выходе из залива у южного побережья о-ва Тхотю (Титлянов и др., 1988; Titlyanov, Latypov, 1991).

Рифы Сиамского залива, расположенные преимущественно в его восточной части, формируются главным образом вокруг архипелагов и отдельных островов (рис. 51, Приложение 2). Острова представлены гористыми, сравнительно высокими плато, ограниченными крутыми абразионными, денудационно-обвальными склонами. Характерной особенностью рельефа большинства островов является наличие крутых склонов, хорошо выраженных в береговой зоне на суше и под водой. Благодаря этим геоморфологическим особенностям формируется руинно-скалистый подводный рельеф. Подводные склоны представлены валунно-глыбовыми развалами, переходящими с глубиной в каменистые и гравийные россыпи, а затем замещающиеся песчано-кораллогенными отложениями с большим количеством органического детрита (Latypov, 1986; Латыпов, 1999, 2000).

Первые сведения о фауне рифов Сиамского залива (некоторых группах иглокожих) были получены в 1902 г. в ходе экспедиции Мортенсена (Mortensen,

1905). В ряде экспедиций, проведенных известным русским исследователем Индокитая К.М. Давыдовым в 30-х годах прошлого столетия вдоль побережья Вьетнама, большое внимание было уделено изучению рифообразующих кораллов, в том числе у архипелагов Намзу и Антхой, у камбоджийских о-ва Конг и мыса Реам, а также в открытой части Сиамского залива от мыса Реам до широты о-ва Тхотю (Dawydoff, 1952). Давыдов составил наиболее полный список склерактиний преимущественно южного Вьетнама, содержащий 230 видов, относимых к 51 роду. Некоторые роды в этом списке содержали от 5 до 12 синонимичных видовых названий, но основная часть склерактиний была определена правильно и могла быть успешно сопоставима с кораллами других наиболее полно изученных районов Пацифики. В дискуссии с А. Кремпфом (Krempf, 1929), считавшим Сиамский залив зоологической провинцией Южно-Китайского моря, Давыдов (Dawydoff, 1952) подвергает эту точку зрения жесткой, но справедливой критике. По его мнению, не может быть границы между провинциями в пределах одного моря. Подход Кремпфа Давыдов именует "принципом изоляционизма" и говорит о недопустимости и спекулятивности подобных выводов, основанных на находке в Сиамском заливе нескольких видов цефалопод, которые не были обнаружены Кремпфом в Южно-Китайском море (Dawydoff, 1952, p. 31). Давыдов подчеркивает, что данные цефалоподы найдены им и в Сиамском заливе, и в других районах Южно-Китайского моря вдоль побережья южного Вьетнама (Dawydoff, 1952, p. 114), и считает, что фауна прибрежных вод достаточно гомогенна, а ее различия носят скорее количественный, чем качественный характер. Особое внимание Давыдов уделит составу и распределению склерактиний Сиамского залива. Он показал гомогенность коралловой фауны этой акватории и вод южного Вьетнама в целом, ее близкое сходство с таковой Парасельских островов и рифов Тизард открытой части Южно-Китайского моря. Полученные данные позволили Давыдову доказать, что точка зрения Кремпфа о выделении Сиамского залива в самостоятельную биогеографическую провинцию не имеет

основания.

В 80-90-х годах прошлого столетия начались интенсивные исследования коралловых сообществ Сиамского залива. Были проведены организованные на высоком уровне комплексные экспедиции, в ходе которых изучались как рифовая экосистема в целом, так состав и структура ее сообществ. Применение автономного водолазного снаряжения позволило значительно повысить эффективность исследований и перейти на другой качественный уровень. Это советско-вьетнамские экспедиции 1984, 1986 и 1987 гг.; японско-тайландская 1984 г. и вьетнамская экспедиция 1994 г. совместно с Всемирным фондом дикой природы - WWF. Результаты работы данных экспедиций отражены в серии отчетов и публикаций (Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Yamazato, Yeemin, 1986; Титлянов и др., 1988; Евсеев, Нам, 1989; WWF Vietnam Marine..., 1994; Латыпов, 1999, 2000, и др.).

В начале 1984 г. автор этой монографии исследовал сообщества склерактиний на рифах четырех островов архипелага Намзу. Было выявлено 133 вида склерактиний, определено их зональное распределение для каждого разреза, установлена структура сообществ в зависимости от степени покрытия субстрата и доминирования некоторых видов. Анализ распределения кораллов позволил установить, что качественное разнообразие склерактиний на рифах этого архипелага обусловлено различными экологическими требованиями разных видов кораллов. Для рифов Намзу выделены три группы кораллов по их отношению к волновому и световому воздействию (Latypov, 1986). Отмечено также, что эти рифы не имеют четкой морфологической зональности, свойственной классическим рифам Индопацифики, однако они характеризуются отчетливой зональностью, как по составу, так и по структуре сообществ. Выделенные сообщества (прибрежного канала, риффлета и склона рифа) вполне сопоставимы с такими зонами, как лагуна, риффлет, склон рифа, различных рифов Тихого и Индийского океанов (Loya, 1972; Bouchon, 1981; Latypov, 1986). Отличительной

особенностью исследованных рифов является доминирование массивных колоний видов рода *Porites* в зонах, сопоставимых с внутренним и внешним риффлетом.

Осенью 1984 г. состоялась совместная японско-тайландская экспедиция, в которой исследовались рифы и их сообщества в кутовой части Сиамского залива. На 8 трансектах вокруг о-ва Канг Као были проанализированы состав и распределение рифообразующих кораллов в зависимости от состава субстрата. Установлено 95 видов склерактиний, выявлены виды-доминанты для каждой рифовой зоны и компонентов субстрата. Для наиболее распространенных видов на всех трансектах определены частота встречаемости, степень покрытия субстрата и число колоний в каждой зоне. К. Сакаи с соавторами (Sakai et al., 1986) обратили внимание на обилие массивных склерактиний рода *Porites* в кутовой части Сиамского залива. Данный факт они связали с мутными водами и пониженной соленостью, наблюдаемыми в этой части залива, и сравнили полученные результаты с аналогичными данными по распределению и обилию поритесов в мутных водах на рифах Сингапура, зал. Ейлат и даже Большого Барьерного рифа Австралии (Loya, 1972; Chou, Тео, 1985; Potts et al., 1985). По их мнению, поритесы значительно дольше, чем другие кораллы, могут существовать в условиях меньшей освещенности и солености и поэтому доминируют среди других склерактиний, особенно в мелководных зонах рифов. Эти исследователи отметили и другую особенность изученных ими рифов. Ветвистые акропоры обычно не могут селиться на песчаном грунте, однако в кутовой части Сиамского залива они довольно успешно расселяются благодаря фрагментации колоний. Ветвистые кораллы формируют моноспецифичные поселения в некоторых зонах рифов в основном за счет неприкрепленных форм колоний (Sakai et al., 1986).

В конце 80-х годов XXI столетия состоялись совместные советско-вьетнамские экспедиции по комплексному исследованию коралловых сообществ Сиамского залива. Были изучены бентосные сообщества рифов о-вов Тхотю и

архипелага Антхой, причем исследованы не только состав и распределение рифообразующих кораллов, но и другие свойства коралловых сообществ. Получены новые сведения по экологии и распределению некоторых массовых видов беспозвоночных, гидроидов рода *Millepora*, выявлено влияние света на распределение склерактиний, установлены иные характеристики коралловых рифов и их обитателей (Титлянов и др., 1988; Евсеев, Нам, 1989; Мощенко, 1989; Селин, 1989; Titlyanov, Latypov, 1991; Латыпов, 1999, 2000, и др.). Было выявлено светозависимое распределение 64 видов рифообразующих склерактиний в эвтрофицированных малопрозрачных водах Сиамского залива, соответствующих по существующей классификации (Ерлов, 1970) пяти различным прибрежным типам. Показано также, что вертикальное распространение рифообразующих склерактиний в заливе ограничивается глубиной 18-20 м. Другим отличительным признаком коралловых рифов Сиамского залива является незначительное распространение склерактиний в литоральной зоне. Несмотря на "ограниченность" рифов по глубине и на оптическую гетерогенность вод, были выяснены некоторые закономерности вертикального распределения герматипных кораллов, связанные с действием света (Титлянов и др., 1988). Установлено, что распространение склерактиний Сиамского залива, ограниченное глубиной 18-20 м, обеспечивается освещением 8-2% ФАР_П. Эта величина близка к световому лимиту обитания большинства видов кораллов, содержащих зооксантеллы. Видовое разнообразие кораллов, обитающих на равномерно освещенных участках дна, увеличивается с глубиной при снижении освещенности до 3-5% ФАР_П и вновь уменьшается только на предельных глубинах обитания. По всему спектру глубин на равномерно освещенных участках дна распространено 40% склерактиний. Близкие результаты получены для других тихоокеанских и атлантических рифов (Kühlmann, 1982). На предельных глубинах при освещенности 8-2% ФАР_П обитали 82% всех исследованных кораллов. Однако типично *сциофильными* можно назвать только 8% изученных видов, обнаруженных при освещенности менее 3% ФАР_П. Это

Cycloseris cyclolites, *C. patelliformis*, *Scolymia vitiensis*, *Leptastrea bewickensis* и *Trachyphyllia geoffroyi*. Приведенные данные свидетельствуют о больших адаптационных возможностях склерактиний к количеству и качеству света (Титлянов и др., 1988; Titlyanov, Latypov, 1991).

На рифах о-ва Тхотю и архипелага Антхой были исследованы состав и распределение рифообразующих склерактиний и сопутствующих им массовых видов макрофитов и бентосных беспозвоночных (400-500 видов).

Проанализировано их зональное распределение, приведены показатели плотности поселения и биомассы. В одинаковых зонах рифов выявлено постоянное присутствие одних и тех же доминирующих видов кораллов или их групп с вполне определенным составом макробентоса. Это позволило выделить несколько характерных сообществ, описать их состав, структуру и некоторые особенности формирования (Латыпов, 1999, 2000).

Разнообразие геоморфологических условий островов архипелага Антхой, постоянный приток вод из открытой части Южно-Китайского моря, устойчивые муссонные ветры и высокая эвтрофикация вод способствуют формированию здесь довольно большого видового разнообразия кораллов. В целом видовое богатство склерактиний этого района (более 170 видов) в 2 раза больше чем в кутовой части Сиамского залива, и сравнимо с числом видов кораллов других островов залива - Намзу и Тхотю. При этом оно несколько уступает разнообразию кораллов островов Кондао и Тху в открытой части Южно-Китайского моря (Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Латыпов, 1990, 1992а, 1993). В то же время по сравнению с рифами открытой части Южно-Китайского моря рифы архипелага Антхой характеризуются некоторым сокращением видового разнообразия акропорид и замещением их поритидами. Число видов из родов *Acropora* и *Montipora* на островах Кондао, Тху и на прибрежных рифах южного Вьетнама в 1.5 раза больше, чем на рифах архипелага Антхой (Латыпов, 1987, 1993). Сокращение видового разнообразия через прямую элиминацию определенных видов и

изменение обычной структуры рифового сообщества, как отклик различных видов кораллов на стрессовую ситуацию, многими исследователями связывается с заиливанием и эвтрофикацией вод (Loya, 1976b; Tomascik, Sander, 1987a; Gusman, Cortes, 1989; Латыпов, 2001).

Способность поритесов в загрязненных водах секретировать прочную бактериальную слизистую оболочку (Ducklow, Mitchell, 1979), размножаться в условиях высокой эвтрофикации на 1-2 месяца раньше остальных кораллов, неоднократно производить личинок в течение растянутого сезона размножения (Tomascik, Sander, 1987b), а также хорошая адаптация к осушению, перегреву и опреснению (Ditlev, 1978; Holthus et al., 1989) дают им очевидное преимущество в стрессовых условиях заиленного мелководья. Преобладание массивных поритесов с образованием ими сплошных поселений в эвтрофицированных или заиленных мутных водах отмечено на многих рифах Индопацифики и Атлантики (Glynn, 1973; Loya, 1976; Hamilton, Brackel, 1984; Chou, Teo, 1985; Potts et al., 1985; Latypov, 1986; Латыпов, Даутова, 1996). Доминирование массивных поритесов практически на всех рифах Сиамского залива обусловлено их способностью не только выживать в стрессовых для многих кораллов условиях, но и достигать больших, чем у других склерактиний, продуктивности органического вещества, степени покрытия субстрата и видового разнообразия (Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Tomascik, Sander, 1987b).

Мелководность Сиамского залива и ограниченность твердого скально-глыбового субстрата в узкой прибрежной полосе затрудняют увеличение площади рифов. Массивные поритесы, являясь одними из основных производителей биогенной продукции (100% встречаемости при 40-100% покрытия поверхности субстрата), не только формируют каркас рифа, но и играют существенную роль в расширении его площади. Приливо-отливные колебания уровня воды и многочисленные обитатели колоний поритесов (полихеты, моллюски, ракообразные) обеспечивают процесс их эрозии, в результате которого

происходит пассивная колонизация (Highsmith, 1980) новых участков дна разрушенными частями живых колоний этих кораллов. Таким образом, интенсивное образование биогенного субстрата и его эрозия являются неперенными условиями роста рифа и формирования полноценных сообществ рифостроителей.

Рифы Сиамского залива отличаются слабо выраженной структурно-морфологической зональностью и малой мощностью карбонатных рифогенных отложений, обычных для структурных рифов Индопацифики (Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Латыпов, 2000). Они тонкой коркой покрывают валунно-глыбовый и скалистый субстрат, почти не изменяя его подводный геоморфологический профиль. Тем не менее, в составе и структуре донных сообществ прослеживается отчетливая биономическая зональность по вертикали в соответствии с зональным распределением факторов среды (субстрат, волновой режим, степень седиментации, освещенность). Сходная картина зональности как на структурных (Wainwright, 1965), так и на бесструктурных рифах отмечена в Пацифике и Атлантике (Jones et al., 1972; Liddell, Elmhurst, 1987; Латыпов 1992б; Dai, 1993).

В целом рифы Сиамского залива имеют определенные черты сходства с корковыми рифами высоко эвтрофицированного мелководья (Латыпов, 1992б, 1995) из-за отсутствия типичной рифовой зональности и мощных рифовых отложений. В то же время они несут больше черт "нормальных" структурных рифов Южно-Китайского моря с выраженными лагуной, риффлетом и другими типичными зонами (рис. 56). Рифы Сиамского залива характеризуются высоким видовым разнообразием кораллов и отчетливой биономической зональностью, указывающей на наличие двух частей - внутренней гетеротрофной и внешней автотрофной, обычно присущих классическим рифам с четко выраженными морфологическими зонами (Marsh, 1974; Преображенский, 1982; Сорокин, 1990; Латыпов, 1993, 1999). Коралловая фауна Сиамского залива имеет высокое видовое сходство с фауной остальных районов Вьетнама (рис. 57) и представляет единый

комплекс видов экваториальной зоны рифообразования Индопацифики.

4.3. Центральный Вьетнам. Острова Куало Чам

Побережье центрального Вьетнама представлено низкими берегами с протяженными песчаными дюнами, редкими скальными мысами и островами преимущественно из пород гранитного состава. Бухты на побережье и островах, как правило, открытые песчаные. Подводные склоны сформированы валунно-глыбовыми развалами, переходящими с глубиной в каменистые россыпи и далее в песчаные платформы. Некоторое своеобразие прибрежной геоморфологии этого региона накладывает отпечаток на формирование его немногочисленных рифов.

Всего на обследованных рифах (рис. 51, Приложение 2) установлено 637 видов макробентоса. Видовое разнообразие на различных рифах варьировало от 483 до 590 видов. Доминировали или были наиболее распространенными следующие виды: макрофиты *Padina australis*, *Caulerpa racemosa*, альционии *Sinularia dura*, *Sarcophyton trochelioforum*, склерактинии *Acropora cytherea*, *A. humilis*, *A. digitifera*, *Montipora hispida*, *Porites lobata*, *P. rus*, *Goniopora stokesi*, *Pavona decussata*, *Platygyra daedalia*, *Galaxea fascicularis*, *Pachyseris rugosa*, *Lithophyllum undulatum*, моллюски *Tridacna maxima*, *Ovula ovum* и *Cyprea arabica*, иглокожие *Diadema setosum*, *Holothuria atra*, *H. edulis*, *Linckia laevigata* и *Ophiocoma nigra* (см. Приложение 3). Лишь один из видов альционий - *S. dura* - формировал моноспецифичные поселения на значительных площадях в различных зонах рифа, а два вида склерактиний - *A. cytherea* и *P. lichen* – образовывали пятна монопоселений в зоне риффлета. Хотя обычные рифовые зоны морфологически не всегда выделялись отчетливо, вертикальная зональность прослеживалась в смене бентосных сообществ на большинстве рифов (рис. 58). В связи с геоморфологией береговой линии, распределением кораллов и макрофитов с сопутствующим им макробентосом в исследуемом районе выделяются шесть

различных сообществ.

Водорослево - коралловое сообщество формируется от нижнего горизонта литорали до глубины 2-2.5 м. Для него характерно преобладающее развитие водорослей, подчиненная роль склерактиний, с постоянным присутствием моллюсков и иглокожих. Среди водорослей преобладали зеленые *Caulerpa racemosa* и *Codium repens*, бурые *Padina australis*, красные *Galaxaura glabrinscula*, *Laurencia corymbosa* и *Asparagopsis taxiformis*. Наиболее плотные поселения водорослей с покрытием дна 100% и биомассой до 2.6 кг/м² отмечены на скальном субстрате и мертвых кораллах. Живые кораллы представлены разобщенными массивными и корковыми колониями *Porites*, *Goniastrea*, *Favia*, *Favites*, *Galaxea*, *Hydnophora* и единичными ветвистыми *Pocillopora*, *Acropora*, *Seriatopora*. Степень покрытия субстрата кораллами редко превышала 10-15%. Среди макрофитов и кораллов постоянно встречались брюхоногие моллюски родов *Trochus*, *Turbo*, *Cyprea*, *Lambis*, иглокожие *Holothuria atra*, *H. hilla*, *Stichopus chloronatus* и *Linckia laevigata*.. Небольшой всверливающийся в субстрат морской еж *Echinostrephus moralis* образует поселения с плотностью до 220 экз./м² и биомассой 300 г/м².

Зона риффлета достаточно ясно выделялась в прибрежных материковых и островных частях, где формируется кораллогенная терраса.

Сообщество внутреннего риффлета. Для него характерно распространение корковых и уплощенно-массивных колоний склерактиний *Porites lobata*, *Goniopora stokesi*, *Favia speciosa*, *F. maritima*, *Montipora spongodes*, *Goniastrea pectinata*, *Acropora digitifera*, *A. cytherea*, *Galaxea fascicularis*, *Pocillopora verrucosa* и *Lobophyllia hattai*, корок зоантид *Polythoa tuberculosa* и отдельных колоний мягких кораллов *Sinularia* и *Sarcophyton*. Между кораллами распространены небольшие пятна поселений макрофитов *Padina australis*, *Turbinaria decurrens* и *Caulerpa racemosa* (3-5% покрытия субстрата). Постоянно встречались моллюск *Cyprea arabica*, иглокожие *Echinotrics calamaris*, *Culcita novaeguineae*, *Holothuria atra*, *H. edulis*, но обычно преобладали офиуры

Ophiocoma nigra (плотность 4-6 экз./м², биомасса до 100 г/м²).

Сообщество внешнего риффлета. Склерактинии *A cytherea* или *Porites lichen* доминировали как по степени покрытия субстрата (20-45%), так и по размерам многоярусных колоний, достигающих в поперечнике 3 м. Субдоминантами были *Montipora aequituberculata* и *Pachyseris rugosa*. Из других кораллов наиболее часто встречались *Acropora humilis*, *A. digitata*, *A. robusta*, *Montipora digitata*, *Porites lobata*, *Goniastrea peltata* и *Pavona decussata*. Постоянным элементом сообщества были иглокожие *H. atra*, *H. edulis* (плотность до 4 экз./м², биомасса 532.2 г/м²), *H. chloronatus*, *Linckia laevigata*, *C. novaeguineae*, моллюски *Tridacna maxima*, *Cypraea tigris*, *C. arabica*, *Conus striatus*. Между колониями кораллов встречались небольшие пятна водоросли *Caulerpa racemosa*. Суммарное покрытие субстрата кораллами составляло 60%.

Склон рифа. Сообщество склона рифа более разнообразно и менее гомогенно, чем сообщество риффлета. В структурном отношении это большей частью склерактиние-альционариевое сообщество с явным доминированием двух видов кораллов. Различия в составе и структуре сообщества или их фациальной замещенности обуславливаются характером субстрата, открытостью или закрытостью рифов волновому воздействию. На глубине 4-15 м формируется сообщество мягких кораллов *Sinularia dura* + *Sarcophyton trocheliophorum* шириной от 20 до 80 м. Оно характерно для открытых мысов и бухт со скальным и крупноглыбовым субстратом. Доминирующая альционария *S. dura* занимает до 40-75% поверхности субстрата. В мелководной части сообщества отмечены пятна совместных поселений кораллов *A. cytherea* и *M. aequituberculata* с пластинчато-округлыми колониями до 3 м в поперечнике. Несмотря на доминирование мягких кораллов в покрытии субстрата, видовое разнообразие обеспечивают склерактинии, распространенные во всех частях сообщества. В его мелководной части наиболее часты акропориды и ветвистые поритиды. В приглубой части склона рифа распространены виды родов *Turbinaria*, *Porites*, *Goniopora*, *Galaxea*,

Hydnophora и *Pachyseris*, а также фаииды и фунгииды, особенно виды родов *Lithophyllum* и *Cycloseris*. В основании склона рифа и на присклоновой платформе встречаются поселения макрофитов *Padina* и *Halophila*, покрывающие до 5% поверхности субстрата. Постоянной составляющей во всех фациях сообщества мягких кораллов являются иглокожие *Comatula pectinata*, *Comanthina schegeli*, *Culcita novaeguineae*, *Linckia laevigata*, *Ophiocoma nigra*, *Ophiolepis superta*, *Echinotrix calamaris*, *E. diadema*, *Diadema setosum*, *Holothuria atra* и *H. edulis*, моллюски *Ovula ovum* и *Lambis lambis*. Наиболее часто встречаются *O. nigra* (5-7 экз./м²), *C. pectinata* (10 экз./м²) и *H. edulis* (4 экз./м²).

В верхней и средней частях склона рифа на глубине 2-6 м при наличии органогенного субстрата формируется сообщество акропорид *Acropora cytherea* + *Montipora aequituberculata* шириной 20-40 м. Оба доминирующих вида имеют крупные пластинчато-округлые 3-5-ярусные колонии. Другие акропориды *A. nasuta*, *A. digitifera*, *A. hyacinthus*, *A. danai*, *M. hispida*, *M. danae* и *Astreopora myriophthalma* также имеют большое распространение, покрывая до 60-80% поверхности субстрата. Обычной составляющей этого сообщества являются пятна монопоселений альционарии *S. dura* и склерактинии *P. rugosa* площадью 3-5 м². Корково-массивные колонии *Platygyra*, *Galaxea*, *Pavona*, *Pocillopora*, *Goniastrea* и *Porites* насчитывают здесь от 12 до 20 колоний/м². Общая степень покрытия субстрата кораллами достигает 75-100%.

От верхней части склона рифа до предрифовой платформы формируется сообщество поритид *Porites australiemis* + *Goniopora somaliensis* шириной до 40-60 м. Оно характерно для открытых бухт с каменистым и крупноглыбовым органогенным субстратом. В средней части склона рифа в поритидном сообществе может формироваться фация монопоселения *M. aequituberculata*, обеспечивающая совместно с поритидами 100% покрытия субстрата. Здесь же отчетливо выделяются массивные колонии поритесов (до 4.5 м в поперечнике) с нарастающими на них склерактиниями *A. cytherea* и *M. aequituberculata*. Другие

кораллы родов *Pachyseris*, *Echinopora*, *Montipora*, *Porites*, *Micedium*, *Plesiastrea* и *Turbinaria* встречаются в виде отдельных колоний или пятен поселений.

Преимущественное развитие имеют фавииды (до 20 колоний/м²) с поперечником 7-17 см. Общая картина формирования бентосных сообществ во многом сходна. Как правило, это коралловые поселения, распадающиеся на несколько биоценозов (зон, фаций) с доминированием отдельных видов или групп видов альционарий и реже склерактиний. Степень сходства видовых составов различных сообществ составляет 40-70%, несколько снижаясь в водорослево-коралловых сообществах. Видовой состав кораллов в различных сообществах отличается наименьшим разбросом величины степени сходства (от 60 до 76% общих видов). Наибольшая разница в степени сходства отмечена в составах макрофитов (от 13.2 до 58.7%), что обусловлено различиями условий, характерных для спокойной мелководной лагуны, где наблюдается наиболее богатое водорослевое сообщество, и для склона рифа с усиленным волновым режимом. Предрифовая платформа и лагуна к тому же характеризуются многократной разницей показателей глубины.

В целом для рифов центрального Вьетнама характерно достаточно гомогенное распределение кораллов и сопутствующего макробентоса. Большинство видов или широко распространены во всех зонах рифов, или встречаются спорадически. Высокая степень видового перекрытия между топографическими зонами затрудняет зональное описание только на основе данных о видовом составе. Зональное распределение кораллов наиболее отчетливо прослеживается на открытых каменистых склонах рифа, на мелководных террасах и риффлете закрытых бухт при наличии органогенного субстрата хотя бы небольшой мощности. Сходную картину отмечали для Тайваня, северного и южного Вьетнама (Dai, 1993; Latypov, 1995; Латыпов, 1999). Широкое развитие и довольно высокая степень покрытия субстрата макрофитами, отмеченные на исследованных рифах и известные для многих других, объясняются высокими турбулентностью и эвтрофикацией прибрежных рифовых вод (Fishelson, 1973;

Morrissey, 1980; Hung et al., 1988; Dai, 1993). Преобладание красных и бурых водорослей родов *Laurencia*, *Turbinaria*, *Sargassum* и других в прибрежных частях рифов, отмеченное во многих рифовых районах, характеризует поздние стадии развития рифов (Benayahu, Loya, 1977; Mergner, 1979; Dollar, 1982; Латыпов, 1988, 1993). Развитие монопоселений акропорид типа *A. cytherea*, *M. aequituberculata* в зонах риффлета и верхней части склона рифа и пластинчато-фовеолатных колоний типа *Pachyseris*, *Mycedium*, *Echinophyllia* в нижней части склона и на присклоновой платформе объединяет исследованные рифы с большинством рифов Индопацифики и Атлантики (Stoddart, 1969; Sheppard, 1982; Kuhlmann, 1983; Dai, 1990; Latypov, 1995). Особенности морфологии и вегетативный рост мягких кораллов позволяют им легче переносить стрессовые ситуации, в том числе и механические (Koehl, 1982; Dai, 1991). Такая адаптивная стратегия мягких кораллов дает возможность формировать монодоминантные сообщества на многих рифах центрального Вьетнама, что объединяет их, с одной стороны, с рифами Тонкинского залива и Тайваня, находящимися в особых гидродинамических условиях с повышенной седиментацией (Dai, 1993; Latypov, Maljutin, 1996), с другой - с рифами южного Вьетнама в открытой части Южно-Китайского моря (Латыпов, 1993, 1999).

4.4. Южный Вьетнам.

4.4.1. Барьерный риф Жианг Бо

В провинции Кхань Хоа располагается барьерный риф Жианг Бо (см. Приложение 2). Подробное описание его структуры и зонального распределения склерактиний были приведены ранее (Латыпов, 1990). Здесь только отметим, что поперечное сечение через риф Жианг Бо, а также его биономическая характеристика показывают, что принципиальные морфологические черты этого рифа сходны со многими рифами Индопацифики. Рассмотрим зональность

данного рифа вдоль одной из трансект (рис. 59; терминология по: Battistini et al., 1975).

Внешний склон рифа характеризуется двумя морфологически различающимися уровнями: нижняя и верхняя части склона рифа. Нижняя часть склона рифа от 20 до 12-10 м глубины. Для этой части рифа характерно развитие агерматипных кораллов *Balanophyllia*, *Dendrophyllia*, *Tubastrea*. Герматипные склерактинии отличаются набором корковидных и инкрустирующих форм *Pachyseris*, *Leptoseris*, *Pectinia*, *Echinophyllia*, *Micedium*. Степень покрытия субстрата кораллами низкая - доли и первые проценты. Верхний склон рифа приурочен к глубине от 10-12 до 3-5 м. В этой части склона увеличивается разнообразие кораллов и растет степень покрытия субстрата, встречаются пятна моноспецифичных поселений акропор, поритесов, миллепор и гелиопор. Для верхней части склона характерно развитие зоны каналов и отрогов (spurs and grooves zone или buttress zone). Резко возрастает разнообразие кораллов, их форм роста, растет степень покрытия субстрата кораллами, часто встречаются молодые поселения склерактиний. Так, на старой пластинчатой колонии акропоры (100х60 см в поперечнике) поселились 21 колония – *Acropora* - 4 колонии, *Pocillopora*, по 3 колонии, *Stylophora*, *Galaxea*, *Favites*, *Goniastrea* по одной и одиночная *Fungia*. Степень покрытия поверхности субстрата кораллами держится в пределах 75-100%. На нижнем уровне внешнего склона преобладают виды массивных и инкрустирующих форм колоний *Goniopora*, *Goniastrea*, *Favia*, *Favites*, *Platygyra*, *Echinophyllia*, *Turbinaria*, *Montipora*. На верхнем уровне преобладающими становятся ветвистые формы колоний и в первую очередь акропоры. Здесь часто встречаются виды, способные жить при интенсивном волнении *A. digitifera*, *Pocillopora damicornis*, *Goniastrea retiformis*, *Millepora platyphylla* и *Helipora coerulea*.

Риффлет. Широкая зона со сплошным покрытием субстрата кораллами, прерываемым чередующимися песчаными ложбинами, ориентированными с

северо-востока на юго-запад. Характерно развитие видов доминантов из акропор, мантипор, ветвистых форм поритесов. Значительную роль в составе и структуре сообщества риффлета занимают водоросли *Chnoospora*, *Hyphnea*, *Amphiroa*, *Peissonelia*. Состав поселений формируют (непрерывные заросли протяженностью до 100-150 м) склерактинии *A. formosa*, *A. cytherea*, *A. hyacinthus*, *P. rus*, *M. aequituberculata*, водоросли *Chnoospora implexa* и зоантиды *Zoanthus* sp. В каналах с песчаным дном распространены отдельные колонии склерактиний, небольшие биогермы, многочисленные голотурии, изредко встречаются тридакны. Протяженность риффлета составляет 200-300 м.

Внутренний склон рифа. Эта зона, как и внешний склон, характеризуется двумя морфологически различающимися участками. Верхняя часть склона - с высокой степенью покрытия кораллами и большим разнообразием видов. Пятна полиспецифичных поселений перемежаются с моноспецифичными поселениями акропор, ветвистых поритесов, крупными биогермами до 4.5 м высотой, "полянами", сплошь покрытыми фунгиями, и прогалинами с обломками мертвых кораллов. Доминируют среди этих поселений акропора, мантипора и ветвистые формы поритесов. В средней части внутреннего склона доминантами могут быть виды пахисерисов и мерулин. Нижний склон отличается снижением степени покрытия субстрата, отсутствием больших моноспецифичных поселений, развитием больших колоний массивных кораллов и биогермов. Фундаментом одного из таких биогермов (высотой около 6 м и в поперечнике 4.5 м), служит колония поритеса, на отмерших частях которой поселились многочисленные склерактинии: *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites* (ветвистые и массивные формы), *Pavona*, *Pachyseris*, *Merulina*, *Micedium*, *Favia*, *Favites*, *Leptoria*, *Platygyra*, *Symphyllia*, *Goniastrea*, *Galaxea*, *Seriatopora*, а также гидроид *Millepora* и голубой коралл *Heliopora*. Нижняя часть внутреннего склона постепенно переходит в песчаную платформу лагуны, отделяющей риф Жианг Бо от берега. На песчаном субстрате и в его толще встречаются многочисленные моллюски и иглокожие.

Степень покрытия субстрата кораллами колеблется от 10 до 100%, видовое богатство кораллов достигает более 100 видов.

По своим характеристикам, видовому разнообразию кораллов, их распределению по зонам, риф Жианг Бо хорошо сопоставим с ленточными рифами Большого барьерного рифа Австралии (Veron, Hudson, 1978), с барьерными рифами Филиппин (Pichon, 1977), рифами Индийского океана (Picard, 1967; Pichon, 1973; Bouchon, 1981). Его геоморфологическое положение, наличие предрифового, эпирифового и зарифового комплексов с характерной бентической зональностью, а также лагуны, отделяющей риф Жианг Бо от окаймляющих прибрежных рифов, - все это позволяет отнести его к барьерному типу рифов. Риф Жианг Бо имеет четко выраженную осевую зональность (рис. 60). Его центральную часть – риффлет, занимает гомогенное коралловое сообщество с явным доминированием ветвистой *A. formosa*, образующей большие "поля". По краям осевой зоны с ее юго-восточной, южной и особенно западной сторон наблюдается довольно интенсивная гибель акропор. Обломки колоний и целые колонии образуют зоны осадконакопления в этих частях рифов. И, наконец, в западной части рифа формируется обширная зона аккумуляции обломочных, песчаных и илистых осадков. Все это указывает на то, что сообщество риффлета, если еще и не находится, уже близко к поздней стадии своего развития, аналогично некоторым рифам Индопацифики (Pichon, 1981, Dollar, 1982; Латыпов, 1993, 2001). Визуальные наблюдения, проведенные в мае 2004 года, позволяют говорить о том, что принципиальных изменений за прошедшие 20 лет в структуре рифа и распределении на нем рифообразующих кораллов не произошло (см. рис. 3а).

4.4.2. Острова Кондао

Небольшой архипелаг Кондао (8°40' с. ш., 106°40' в. д.), протяженностью 21.6 км

по широте и 16.2 км по долготе, включает 12 островов (рис. 51, Приложение 2). Острова гористые, сложены основными и эффузивно-осадочными породами. Их берега образованы скалами, каменными развалами и песчаными пляжами. Последние часто содержат большое количество обломков кораллов и раковин моллюсков. Подводные склоны представлены крутыми скальными уступами, переходящими с увеличением глубины в валунно-глыбовые развалы, или пологими каменистыми россыпями, переходящими в кораллогенное плато и песчано-коралловые отложения, с увеличением глубины также замещающиеся кораллогенными плато. На глубине 11-21 м расположена слабо наклоненная платформа, покрытая мелко- и среднезернистым песком, иногда с примесью ила или обломков раковин и кораллов.

На рифах Кондао, как и на других рифах Вьетнама, хорошо различаются физиографические зоны (рис. 53). Это общеизвестные зоны рифов (лагуна, риффлет и т. д.), а также зоны, сопоставимые с ними: водорослево-коралловая, поли- или моноспецифичных коралловых поселений (Латыпов, 1982, 1988; Latypov, 1986). Лагуна и риффлет, переходящий в хорошо выраженный склон рифа, развиваются в бухтах с песчаными или кораллогенными берегами. У скальных и каменистых берегов формируются прибрежные водорослево-коралловые зоны, которые по составу и структуре сообществ хорошо сопоставимы с зонами, существующими в лагунах. Водорослево-коралловая зона сменяется зоной полиспецифичных, а затем зоной моноспецифичных поселений кораллов, которые могут быть сопоставимы с внутренним и внешним риффлетом по флоро-фаунистическому облику бентосного сообщества. Лагуны или водорослево-коралловые зоны имеют протяженность от 10 до 80 м и глубину до 2 м. Ширина риффлета или зон поли- и моноспецифичных поселений кораллов равна, как правило, 50-100 м при глубине от 3 до 12 м. Склон рифа с верхней и нижней частями на рифах Кондао в морфологическом плане, а также по составу и структуре населяющего его сообщества такие же, как и на большинстве рифов

Индопацифики. Ширина этой зоны рифа - 30-70 м, перепад глубин - от 6 до 20 м.

В связи с геоморфологией береговой линии, распределением кораллов и макрофитов с сопутствующим им макробентосом в исследуемом районе выделяются три группы рифов: рифы скальных берегов, рифы глыбово-валунных берегов и рифы бухт с песчаными берегами. Видовое богатство макробентоса на всех трансектах было достаточно высоким и варьировало от 112 до 157 видов. В его составе доминировали 20 видов (см. Приложение 3): кораллы *Sarcophyton trocheliophorum*, *Lobophytum pauciflorum*, *Junceella fragilis*, *Seriatopora hystrix*, *Montipora aequituberculata*, *Acropora palifera*, *A. nobilis*, *A. cytherea*, *Pachyseris rugosa*, *Goniopora stokesi*, моллюски *Arca ventricosa*, *Tridacna crocea*, *Malleus malleus*, иглокожие *Metalia sternalis*, *Brissus latecarinatus*, водоросли *Dictyota divaricata*, *Sargassum polycystum*, *Padina australis*, *Laurencia obtusa*. При этом на каждом рифе преобладали, как правило, лишь три - пять видов различных представителей макробентоса.

Постоянное присутствие доминирующих видов и группировок одних и тех же видов на различных рифах позволило выделить шесть сообществ макробентоса, особенности формирования которых рассмотрим ниже.

В прибрежной зоне всех рифов о-вов Кондао, за исключением скальных берегов, формируется **сообщество *Laurencia obtusa* + *Tridacna crocea***, занимающее от берега пространство на протяжении 50-70 м и простирающееся до глубины 3 м на кораллогенном или каменистом субстрате. Доминирующая водоросль *L. obtusa* значительно выделяется среди других видов по всем показателям: по биомассе - до 1853 г/м², плотности поселения - 300 экз./м² и частоте встречаемости - 80%. С удалением от берега в структуре водорослевой составляющей сообщества происходит смена фаций. Доминирование *L. obtusa* сменяется на глубине 1.5-2 м преобладанием *D. divaricata* (2499 г/м²), которую на глубине 3 м сменяет *Asparagopsis taxiformis* (2725 г/м²). Моллюски *T. crocea* доминируют среди остального макробентоса со средней плотностью не менее 2

экз./м², при максимальной плотности 78 экз./м² и биомассе 12612 г/м² в десятиметровой прибрежной полосе о-ва Ба. Во всех фациях распространены макрофиты *P. australis*, *T. ornata*, *S. polycystum*. Постоянной составляющей сообщества являются гастроподы *Cyprea tigris*, *Lambis lambis*, *L. echinata*, *Conus striatus*, иглокожие *C. novaeguinea*, *L. laevigata*, *D. setosum*, *H. atra*, *H. edulis*, последние могут образовывать скопления до 30 экз./м² при биомассе 269 г/м². Молодь *H. edulis* концентрируется в пятнах с плотностью поселения до 1030 экз./м² при биомассе 897 г/м².

На северной стороне о-вов Байкань и Кондао в составе водорослей преобладают виды саргассума: *S. japonicum*, *S. polycystum*, *S. maeluvea*, с образованием сплошных зарослей на протяжении 30-40 м из *S. polycystum*, обеспечивающих 40-70% покрытия с биомассой 4700-6100 г/м². Редкие склерактинии (не более пяти небольших колоний на 1 м²), встречающиеся среди макрофитов, представлены видами родов *Goniastrea*, *Porites*, *Montipora*, *Favia*, *Leptoria*, *Slyllophora*. Ветвистые формы колоний *Acropora*, *Seriatopora* единичны.

Сообщество полиспецифичных поселений кораллов формируется в зоне внутреннего риффлета. Преобладают воронковидные и пластинчатые колонии *A. cytherea* и *M. aequituberculata*, обеспечивая до 50% покрытия субстрата. Аккумулирующиеся обломки кораллов довольно густо заселены инфауной: крабами, гастроподами, двустворчатыми моллюсками, полихетами, офиурами - всего 120-150 экз./м² с биомассой 190-200 г/м². Наибольшую плотность поселения имеют гастроподы *Turbo bruneus* - 32 экз./м², а биомассу - двустворчатые моллюски *Barbatia bicolorata* - 58 г/м². На рифах у песчаных берегов в полиспецифичных поселениях преобладают ветвистые *A. nobilis* и воронковидные *M. danae*, свободное пространство среди которых заселяет известковая водоросль *Amphiroa fragilissima*. Инфауна в обломках кораллов бедна. На 1 м² приходится менее 100 особей беспозвоночных с общей биомассой около 20 г с преобладанием крабов *Erotosquilla* sp. - 34 экз./м² и 6.9 г/м².

На рифах с кораллогенным субстратом в отчетливо выраженной внешней части риффлета формируются или моноспецифичные поселения, представленные различными видами акропор и монтипор (*A. cytherea*, *A. nobilis*, *M. aequituberculata*, *M. danae* и др.), или поселения каких-либо двух перечисленных видов, покрывая до 75-100% поверхности субстрата.

Сообщество склона рифа отличается наибольшей степенью покрытия субстрата кораллами (80-100%) и самым богатым таксономическим разнообразием всего макробентоса - 68 % исследуемого видового состава. Оно формируется на кораллогенном субстрате на глубинах от 3 до 16 м и занимает участки рифа протяженностью 40-60 м на расстоянии 100-160 м от береговой линии. Явного доминирования одного или двух видов не отмечается.

Своеобразие сообщества склона рифа выражено существенным преобладанием 3-4 видов макробентоса как по плотности поселения и размерам, так и по способности формировать зоны монопоселений. Так, среди кораллов выделяются крупные до 4.5-6 м в поперечнике массивные колонии: *Porites lobata*, *P. murrayensis*, *Diploastrea heliopora*, *Lobophyllia hemprichii*. В зоне *Acropora nobilis* выделяются своими размерами двухметровые пластинчатые колонии монтипор. Часто встречаются пятна сплошных поселений тонковетвистых склерактий *Seriatopora hystrix*. Как между кораллами, так и внутри их колоний живут многочисленные моллюски, среди которых преобладают *Arca ventricosa* со средней плотностью 2 экз./м² и биомассой 83.6 г/м², *B. bicolorata* - 2 экз./м² и 10.1 г/м². Максимальная плотность *A. ventricosa* отмечена в колониях *P. lobata* и *Platygyra daedalia* - 25 экз./м² при биомассе 1121.3 г/м². С постоянной плотностью 1.25 экз./м² при биомассе 110 г/м² встречаются устрицы *Lopha cristagalli*. Колонии *P. lobata* часто бывают сплошь заселены крупными полихетами *Spirobranchus giganteus* (93 экз. при биомассе 136 г на колонию размером 15x30x50 см). В основании склона рифа распространены преимущественно пластинчато-инкрустирующие формы склерактий *Pachyseris*, *Montipora*, *Merulina*,

Echinopora с формированием зоны *Pachyseris rugosa*, обеспечивающих 20-38% от общего покрытия субстрата кораллами. На мягких грунтах предрифовой платформы о-вов Кондао выделяются два сообщества с различными составами и доминирующими видами, формирующиеся в различных биотических условиях.

Сообщество *Malleus malleus* + *Junceella fragilis* формируется перед рифами у скальных берегов на илистых песках с многочисленными обломками кораллов на глубине 18-21 м. Его основу составляют двустворки *M. malleus* и горгонарии *J. fragilis*, которые, имея не очень высокую плотность поселения, в десятки раз превосходят по биомассе остальные виды макробентоса. Плотность *M. malleus* на различных рифах колеблется от 6.5 до 10.5 экз./м² при биомассе от 1810 г/м² до 1967 г/м², *J. fragilis* соответственно от 0.5 до 7.7 экз./м² и от 2 до 293.3 г/м². Постоянными составляющими сообщества являются различные полихеты и декаподы - до трети общей численности сообщества. Довольно часты офиуры *Ophiactis savignyi* – 17.1 экз./м² при биомассе 1.25 г/м². Молодь двустворок *Pachia* sp., встречающаяся обычно со средней плотностью 17.1 экз./м², может достигать до 314 экз./м² при биомассе 12.85 г/м². Общая численность беспозвоночных в этом сообществе (58 видов) колеблется от 190 экз./м² (илистый песок) до 578 экз./м² (илистый песок с коралловым дебрисом и ракушей) при биомассе немногим более 2000 г/м².

В предрифовой части глыбово-валунных берегов с кораллогенным субстратом формируется сообщество спантагоидных морских ежей *Metalis sternalis* + *Brissus latecarinatus*. Оно развивается на среднезернистых песках с примесью многочисленных обломков кораллов и ракуши на глубине 20-21 м. Доминирующий морской еж *M. sternalis*, имея с субдоминантом *B. latecarinatus* в среднем одинаковую плотность поселения – 5.7 экз./м², во много раз превосходит его по биомассе: 417.5 и 26.8 г/м² соответственно. Значительную роль в увеличении суммарной биомассы этого сообщества играют устрицы *L. cristagalli* (0.15 экз./м² с биомассой 326.5 г/м²), прикрепленные к редким горгонариям *J.*

fragilis. Общая средняя биомасса макробентоса равна 491.5 г/м^2 при плотности 298.7 экз./м^2 . Несмотря на то, что плотность остальных 35 видов сообщества (офиур, двустворчатых моллюсков-литофагов, полихет, декапод, стоматопод и амфипод) в 6-12 раз превосходит плотность доминирующих видов, их суммарная биомасса в 10 раз меньше. Кроме основных фонообразующих видов в этом сообществе постоянно встречаются офиуры *Amphioplus laevis* (28.6 экз./м^2 и 2.87 г/м^2) и *Ophiactis savignyi* (11.4 экз./м^2 и 0.4 г/м^2). Несмотря на высокую численность полихет (до 114.3 экз./м^2), их доля в общей биомассе почти ничтожна и составляет 0.05%. В сообществе спантагоидных морских ежей встречаются единичные кустики морской травы *Halophila ovalis*. Бедное сообщество илистых песков предрифа в бухтах с песчаными берегами насчитывает в целом немногим более 100 экз./м^2 декапод, полихет, офиур и амфипод без выраженного доминирования кого-либо из них при общей биомассе 1.15 г/м^2 . Во всех сообществах мягких грунтов предрифовой платформы постоянно встречаются офиуры *O. savignyi* - 100%, и двустворчатые моллюски *Paphia* sp. - 80%.

На рифах у скальных берегов на протяжении 100-120 м от берега на глубине от 3 до 18 м формируется альционариевое сообщество *Sarcophyton trocheliophorum* + *Lobophytum pauciflorum*. Мягкие кораллы почти сплошным ковром покрывают поверхность субстрата и имеют в среднем высокую биомассу: *S. trocheliophorum* - 13520 г/м^2 ; *L. pauciflorum* - 3545 г/м^2 . При 100% покрытии субстрата этот показатель достигает своего максимума - 45920 и 19240 г/м^2 , соответственно. По мере удаления от берега с увеличением глубины в составе и структуре сообщества прослеживается последовательная смена фаций. Доминирование *S. trocheliophorum* сохраняется на расстоянии 40-50 м, а место субдоминирующего вида *L. pauciflorum* занимают крупные (до 4.5 м в поперечнике) массивные колонии склерактиний *P. lobata*, *D. heliopora*, *Lobophyllia hemprichii*, воронковидные и пластинчатые *Montipora*, *Acropora* (1.5 – 2.5 м в поперечнике). По частоте встречаемости преобладают *S. trocheliophorum* и *D.*

heliopora - 60 и 35% соответственно. Постоянная составляющая альционариевого сообщества - морские ежи *D. setosum* - 2 экз./м², и *Echinotrix diadema*- 0.85 экз./м². Часто встречаются моллюски *Tridacna squamosa*, голотурии *Holothuria edulis*, *Stichopus variegatus*, крупные (до 30-50 см в длину) одиночные фунгииды *Sandalolitha*, *Polyphyllia*.

С увеличением глубины до 11-13 м происходят дальнейшие качественные и количественные изменения. Продолжают доминировать все еще многочисленные *S. trocheliophorum* - 3-5 экз./м² при биомассе 1080 г/м². Вместе с тем большое развитие получают горгонарии, среди которых преобладают *J. fragilis*- до 18 экз./м² при биомассе 693.5 г/м². Вместо крупных колоний *Porites*, *Diploastrea*, *Lobophyllia* распространенными становятся небольшие колонии *Cyphastrea*, *Favia*, *Favites*, *Goniopora*, *Turbinaria*. Между кораллами на каждом квадратном метре встречаются губки *Petrosia*, *Tethya*, *Xestospongia* 1-3 экз./м², единичные голотурии и морские звезды. Выделяемая здесь фация *S. trocheliophorum* + *J. fragilis* прослеживается до 140 м от берега при глубине 18 м, где она сменяется мягкими грунтами предрифовой платформы.

Как следует из приведенного описания, распределение макробентоса на рифах архипелага Кондао имеет много общих черт. Прежде всего, прослеживается вертикальная и латеральная зональность в смене фаций и сообществ, существенно зависящих от характера субстрата. Практически повсеместно, кроме южной стороны о-ва Тяклон, в прибрежной части развивается водорослево-коралловое сообщество с преобладанием макрофитов с короткими прочными талломами: *Laurencia*, *Dictyota*, *Turbinaria*, *Padina*, *Sargassum*. Формирование таких сообществ характерно для более поздних стадий развития рифов (Benayahu, Loya, 1977; Grassle, 1973; Сорокин, 1990) и отмечается на многих рифах Вьетнама, а также в других районах западной части Тихого океана (Голиков и др., 1973; Dollar, 1982; Латыпов, 1982, 1988, 1990; Zhuang et al., 1983).

Общая картина формирования сообществ во многом сходна, но их

качественный и количественный составы заметно отличаются. Число массовых видов варьирует от 19 до 138. Степень сходства различных сообществ держится в пределах 20.8–33.5 и только в сообществах мягких грунтов она несколько ниже – 10.2–26.3. Комплексы видов склерактиний отличаются небольшими различиями степени сходства, имея разницу крайних величин – 29.6–39.5. У *таксоценов* моллюсков степень сходства не опускается ниже 30.0 в 50% сообществ. Снижают уровень сходства сообществ макрофиты, имея наибольший разброс степени их видового сходства от 8.1 до 32.7. Следует отметить, что сходство соседних различных сообществ одного рифа выше, чем одинаковых сообществ на разобщенных рифах. Степень сходства сообщества *L. obtusa* + *T. crocea* на различных рифах колеблется от 24.2 до 32.4, а сообщества *S. trocheliophorum* + *L. pauciflorum* - в пределах 20.1–36.1, тогда как, соседствуя на одном рифе, эти сообщества имеют большую степень сходства – 27.4–35.7. Лагунное, в большей степени водорослевое, сообщество *L. obtusa* + *T. crocea* и преимущественно коралловое сообщество склона рифа обособляются по степени сходства в две группы, соответствующие двум типам рифов: с выраженной морфологической зональностью и без нее (рис. 61а, б). В то же время, если сравнивать сообщества лагуны и склона рифа на одном и том же рифе, то такого явного обособления не наблюдается, а степень сходства видовых составов этих сообществ заметно ниже (рис. 61, в).

Сходную картину общности имеют сообщества мягких грунтов и рифов Вьетнама других районов (Латыпов, 1988; Лукин и др., 1988). Широкое развитие альционарий и губок в рифовых сообществах свидетельствует о средней стадии их сукцессии (Richon, 1981). Именно такие сообщества сформированы у каменистых и скальных берегов о-вов Кондао. В то же время наличие лагун с возобновляющимися зарослями макрофитов, с довольно стабильными популяциями иглокожих и растительоядных моллюсков с большим количеством ювенильных особей позволяет говорить об устойчивости гетеротрофной и

автотрофной частей исследуемых рифов. Сходное состояние рифов Красного моря Г. Мергнер (Mergner, 1979) считал климаксным. Большая часть рифов исследуемого района имеет отчетливую физиографическую зональность, высокие степени видового разнообразия и покрытия субстрата, массовое развитие сферических и пластинчатых форм колоний кораллов и сплошных монопоселений акропор, что характерно для климаксного состояния рифов (Голиков и др., 1973; Grigg, Maragos, 1974; Sheppard, 1982).

4.4.3. Рифообразующие кораллы Вьетнама как часть коралловой фауны Индопацифики

По итогам исследований последних десятилетий прошлого века и начала нынешнего столетия установлен состав рифообразующих кораллов Вьетнама. Это 382 вида, принадлежащие к 80 родам, в том числе 9 родов агерматипных кораллов. (Латыпов, 1982, 1993, 1995, 2003а, б ; Latypov, 1986; Ken, 1991a, b; WWF Vietnam..., 1994a,b; Yet, 1991, 1997; Yet, Ken, 1996, 1997; Vo et al., 1997). Из них 133 вида из 26 родов не были ранее известны для Вьетнама, а 15 видов девяти родов были описаны впервые. Основу видового разнообразия, как и на большинстве рифов Индопацифики (Латыпов, 1987; Best et al., 1989; Veron, Hodgson, 1989; Veron, 1995; Vo, Hodgson, 1997), образуют представители 5 семейств: Acroporidae (115 видов), Faviidae (41), Fungiidae (35), Poritidae (32) и Dendrophylliidae (28), составляя 64.48% всего состава склерактиний. Представители 5 родов: Acropora (69 видов), Montipora (37), Porites (19), Favia (14), Fungia (14) наиболее разнообразны и многочисленны на всех рифах (рис. 62). В целом на вьетнамских рифах известно около 20 видов склерактиний, способных образовывать моноспецифические поселения от небольших пятен в десятки квадратных метров до протяженных зон в сотни квадратных метров (рис. 53, Приложение 3), в которых покрытие поверхности субстрата кораллами достигает

60-100%. Пятая часть всех видов склерактий известны повсеместно от севера до юга Вьетнама.

В общем, видовое богатство рифообразующих склерактий в различных районах Вьетнама вполне сопоставимо и колеблется от 190 видов в Тонкинском заливе до 365 в южном Вьетнаме (рис. 63). Сходным видовым составом (193-356 видов) характеризуются различные рифы Индонезии, Филиппин и западной Австралии (Veron, Marsh, 1988; Veron, 1995). Наиболее общие в фаунистическом отношении рифы центрального и южного Вьетнама. Сравним с ними и видовой состав рифов островов Спратли.

Выявленная с помощью кластерного анализа обособленность фауны Сиамского и Тонкинских заливов (рис. 57), вполне согласуется с их экологическими особенностями (Davydoff, 1952; Thanh, 1999; Pham, 1985; Latypov, 1986; Латыпов, 1999, 2000). На формировании состава кораллов этих районов сказываются сходные гидрологические условия Тонкинских и Сиамских заливов. Мелководность заливов, высокая эвтрофикация и мутность воды с преобладанием глинистых осадков обуславливают сходство и рифов, и составов коралловых сообществ. В то же время, географическая удаленность и различные геоморфологические условия в этих заливах обуславливают некоторые различия в составе коралловых сообществ. Формирование рифов, их зональность, состав и структура сообществ склерактий этих районов были детально рассмотрены ранее (Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Латыпов, Малютин, 1990; Ken, 1991b; Латыпов, 1999, 2000). Здесь подчеркнем лишь основные их различия и сходство.

Представители родов *Palauastrea* и *Caulastrea* пока не обнаружены в обоих заливах, как и вид *Acropora cuneata*, обычно распространенный на большинстве рифов. Кораллы родов *Plerogyra* и *Physogyra* не встречены в Тонкинском заливе, а роды *Pachyseris*, *Micedium* и *Pectinia* до сих пор не отмечены в кутовой и прибрежных частях Сиамского залива. Однако некоторые виды трех последних родов и редкие *Physogyra* и *Plerogyra* известны на островах Хайнань и Тхотю в

открытой части обоих заливов. Следует отметить, что в обоих заливах повсеместно распространены кораллы, которые имеют крупные полипы и способны успешнее освобождаться от заиливания - *Galaxea*, *Echinopora*, *Lobophyllia*, *Echinophyllia*, *Turbinaria*, *Podobacia*, *Lithophyllon*, *Fungia* и *Goniopora*. Многие виды этих родов: *Galaxea fascicularis*, *Goniopora stokesi*, *Echinopora lamellosa*, *Lobophyllia hemprichii* доминируют на большинстве рифов вместе с такими широко распространенными на всех рифах Индопацифики видами, как *A. cytherea*, *A. nobilis*, *M. hispida*, *Porites lobata*, *P. cylindrica*. Они покрывают до 60-80% поверхности субстрата. Широкое распространение массивных колоний рода *Porites* (не менее 10 видов), способных формировать обширные моноспецифические поселения, характерно для обоих заливов. Напротив, представители рода *Pocillopora*, обычно массовые на большинстве рифов Индопацифики (5-7 видов), в Сиамском и Тонкинском заливах встречаются редко (не более 2 видов), хотя на рифах островов в открытой части заливов (Тхотю, Хайнань) они обычны. В целом видовые составы склерактиний Тонкинского и Сиамского заливов вполне сопоставимы, имея 74.3% общих видов.

Общая картина формирования бентосных сообществ в прибрежной части рифов Вьетнама во многом сходна (см. рис. 2, 52, 56, 58). Как правило, это водорослево-коралловые поселения, распадающиеся на несколько биоценозов (зон, фаций) с доминированием отдельных видов или групп видов водорослей или склерактиний. Преобладание водорослей родов *Laurencia*, *Turbinaria*, *Sargassum* в прибрежных частях рифов отмечалось во многих районах рифообразования и может характеризовать, с одной стороны, повышение эвтрофикации вод, с другой - поздние стадии развития рифов (Mergner, 1979; Dollar, 1982; Sakai et al., 1986; Dai, 1993, 1996; Латыпов, 1999).

В лагунах, на приглубых каменисто-коралловых террасах, как и на склоне рифа, с их относительно стабильными условиями, наиболее успешными конкурентами являются ветвистые, пластинчатые и воронковидные колонии

Acropora cytherea, *A. hyacinthus*, *Montipora danae*, *M. foliosa*, *Porites cylindrica*, *P. nigrescens* и т. п. причем не только на рифах Вьетнама в целом, но и всей Индопацифики (Liddell, Ohlhorst, 1987; Латыпов, 1988; Dai, 1993). Прямая связь большего распространения корково-пластинчатых колоний *Euphyllia*, *Echinophyllia*, *Micedium*, *Pachyseris*, *Turbinaria* со снижением интенсивности освещения неоднократно отмечалась на многих рифах Индопацифики и Карибского бассейна (Loya, 1976b; Porter, 1976; Tomascik, Sander, 1987a; Латыпов, 2001). Такие кораллы являются обычной составляющей сообществ основания склона рифа, зоны биогермов и предрифовой платформы вьетнамских рифов.

Вертикальное распределение рифообразующих кораллов, обусловленное абиотическими факторами, оказывает существенное влияние на формирование биотической зональности всего рифового сообщества. Оно определяет условия существования остального макробентоса и находится с ним в тесной взаимосвязи на всех уровнях - от выбора места поселения до трофических связей. Кластерный анализ соотношения составов бентосных сообществ конкретных рифов выявляет отчетливую тенденцию их распределения по вертикали и объединения в соответствии с эколого-физиографической зональностью (рис. 64). Водорослево-коралловые сообщества лагуны и периферии рифа объединены группой кластеров в соответствии с доминированием красных и бурых водорослей и одним и тем же составом кораллов в данных зонах рифа, которые характеризуются сходными гидрологическими условиями. Высокая степень общности коралловых таксоценов вполне соотносима с достаточно сходными, хотя иногда и экстремальными, условиями риффлета и мелководной каменисто-коралловой террасы. Кластер выявляет и обособление коралловых сообществ этих зон рифа от сообществ соседних зон. Полиспецифические коралловые сообщества зоны склона структурных и бесструктурных рифов отчетливо обособляются по наибольшему уровню сходства их видового разнообразия.

Таким образом, биономическая вертикальная зональность выражена как

на структурных, так и на бесструктурных рифах. Она накладывается на геоморфологическую зональность, которая определяется во многом особенностями твердого субстрата подводного склона. Сходная картина биономической зональности в соответствии с зональным распределением факторов среды (субстрат, волновой режим, степень седиментации, освещенность) отмечалась на многих рифах Вьетнама, различных районов Пацифики, и рифах Карибского бассейна (Dollar, 1982; Latypov, 1986; Sakai et al., 1986; Dai, 1993, и др.).

Рифы Вьетнама, находясь в высоко эвтрофицированном мелководье, несмотря на отсутствие мощных рифовых отложений (Latypov, 1986; 1995), характеризуются большим разнообразием кораллов, отчетливой биономической зональностью, указывающих на наличие двух частей: внутренней гетеротрофной и внешней автотрофной (Kinsey, 1979; Преображенский, 1982; Сорокин, 1990; Латыпов, 1994), которые обычно присущи классическим рифам Индопацифики, сформированным в морфоструктурном плане.

Рифы Индонезии, Филиппин и Большого барьерного рифа Австралии имеют 360-410 видов рифообразующих склерактиний, относимых к 70 родам (Veron, 1995). Этот район юго-западной части Тихого океана считается фаунистическим центром происхождения тропических кораллов. Максимальное разнообразие склерактиний отмечено в так называемом фертильном треугольнике (Ekman, 1953; Stehli, Wells, 1971; Veron, 1995), в вершинах которого расположены Филиппины, Малаккский полуостров и Новая Гвинея (см. рис. 16). К этому же фертильному центру следует относить и побережье Вьетнама, склерактиниевая фауна которого насчитывает 382 вида, принадлежащие к 71 роду герматипных кораллов. В пользу этого говорит высокая степень общих видов вьетнамских кораллов с кораллами Таиланда - 76.4%, Индонезии – 72.3% и Филиппин – 81.6%. В более обширном вестпацифическом треугольнике (с вершинами на рифах Вьетнама, южных островов Японии и Большого барьерного рифа Австралии) сходство и

гомогенность склерактиниевой фауны также очень высоки. Японские и австралийские кораллы имеют 75% общих видов, среди вьетнамских склерактиний – 77.5% общих видов с японскими и 86% с австралийскими, что указывает на однородность коралловой фауны западной и юго-западной Пацифики. В целом видовой комплекс склерактиний Вьетнама, так же как альционарий и горгонарий, принадлежит к тропической фауне, так как содержит в своем составе большинство видов, характерных для экваториальной зоны рифообразования Индопацифики. В этом районе уже установлено более 80% видового богатства склерактиний Тихого океана, а видовое разнообразие альционарий вьетнамских рифов является одним из наиболее богатых в Индопацифике (Малютин, Латыпов, 1991; Latypov, 1995).

Состав коралловой фауны Вьетнама, ее богатство, высокое разнообразие и большая степень сходства с коралловой фауной юго-западной Пацифики позволяют относить ее к Индонезийско-Филиппинскому центру происхождения тропических кораллов Индопацифики. В биогеографическом отношении все побережье Вьетнама - от Тонкинского до Сиамского заливов включительно, представляет собой единое целое и входит в состав Индо-полинезийской провинции Индо-пацифической области.

5. Риф как экосистема

5.1. Распределение мест обитаний

Почти любые мыслимо возможные места обитания на коралловом рифе используется живыми организмами. Большая часть животных, обитающих на рифе (известковые и мягкие кораллы, тридакны и др.), требует необходимого количества света, достаточного для жизни содержащихся в них зооксантелл. Другие прикрепленные животные, которые столь очевидно не требуют света, часто живут под поверхностью живых и мертвых колоний кораллов, под

различными навесами в щелях и пещерах. Все они, в свою очередь, обеспечивают нишу и защиту для других многочисленных червей, мелких ракообразных, моллюсков и рыб. Эрозионный материал известковых организмов (щебень из обломков мертвых кораллов, коралловый песок, остатки скелетов иглокожих, моллюсков и т.д.) обеспечивает среду обитания для массы животных и растений, живущих на обломках, внутри них или под ними, на песке или в нем.

Постоянными или случайными посетителями рифа в целом являются различные макрели, акулы, манти, черепахи и т.д.

Основное живое покрытие коралловых рифов обеспечивают *сессильные* (прикрепленные) организмы - морские водоросли, известковые кораллы, гидроиды, мягкие кораллы, горгонарии, анемоны, губки, асцидии и т. д. В физическом контакте с субстратом находятся многочисленные *седентарные* (малоподвижные или оседлые) животные. Однако, имея способность перемещаться, они редко удаляются от их привычной среды обитания. Многие виды гастропод, морских ежей, морских звезд, голотурий и крабов тесно связаны с сессильными организмами кораллового рифа. Территориальные животные способны подниматься (плавать) над рифовым субстратом и его прикрепленными обитателями, но они предпочитают это делать в пределах своей домашней территории. К этой категории животных относятся многие коралловые рыбы (рис. 50б, в).

Сессильные, седентарные и территориальные организмы характеризуются различной степенью стратегии постоянства, присущей большинству животных кораллового рифа в течение их взрослой жизни. В чем преимущество постоянства мест обитания и является ли оно преимуществом? Каждый коралловый риф - это обычно изолированная структура с поверхностной областью для жизни, которая очень ограничена по сравнению со многими другими морскими средами обитания. Однако он обеспечивает изобилие убежищ и продовольствия огромному разнообразию организмов - от бактерий до млекопитающих.

Следовательно, подходящее для каждого конкретного случая жизненное место является своеобразной премией (страховкой), за которую идет интенсивная конкуренция. Если место освобождается, оно вскоре будет занято другим индивидуумом этого или другого вида. Большинство животных рифа старается придерживаться определенных участков рифа пока они остаются пригодными для их специфической жизни. Неподвижный или оседлый образ жизни связан с большим риском подвергнуться нападению хищников. Вероятно, поэтому из множества различных стратегий позволяющих справиться с этой опасностью, такие животные выработали одну из наиболее эффективных мер не только защиты но и нападения – токсичность, выраженную в большей или меньшей мере. Почти три четверти из более чем 400 видов четырех типов беспозвоночных (губки, книдарии, иглокожие и асцидии), встречаемых на рифах, ядовиты.

В соревновании за специфические места обитания рифовые организмы развили различные стратегии. Одна из наиболее важных стратегий, принятых сидячими организмами, заключается в способности быстро формировать колонии и возможности регенерации. Быстро растущие ветвистые акропоры могут затенять другие кораллы, которые растут медленнее. Так же широко распространено перерастание и инкрустирование соседних организмов особенно у губок, склерактиний и мягких кораллов. В арсенал средств конкуренции за место обитания на рифе так же входит *аллелопатия* – влияние организмов одних видов на организмы других в результате выделения ими различных веществ. Некоторые морские водоросли, губки, актинии и горгонарии производят антибиотики, которые препятствуют другим организмам расти на этих растениях и кишечноротовых или вторгаться на их территорию. Весьма распространенный способ существования на рифе - сожительство разных организмов: симбиоз, комменсализм и паразитизм (рис. 43а-в, 44 в). Кораллы, например, служат в качестве хозяев многим беспозвоночным, включая креветок, крабов, копепод, балянусов, червей, моллюсков и рыб.

5.2. Обеспечение питательными веществами

Экосистема кораллового рифа может функционировать, только поддерживая поток энергии и сырья, необходимых живущими организмами для исполнения их жизненно важных функций, строительства и поддержания рифовой структуры. Основным источником энергии - солнечная радиация, и фиксация ее потока начинается растениями. Доступная энергия за счет фотосинтеза используется для того, чтобы наряду с нитратами и фосфатами получить из углекислого газа и воды углеводы. Некоторые из синтезируемых углеводов тратятся на дыхание, преобразуясь в углекислый газ и воду, и часть энергии, освободившейся в ходе этих превращений, используется для синтеза белков, нуклеиновых кислот, а также других жизненно важных веществ. Благодаря энергии, пищевым и минеральным компонентам, запасенным в растениях, в экосистеме через определенный ряд ступеней реализуется известная цепь перераспределения продовольствия.

Экстраординарное разнообразие жизни на коралловых рифах сравнимо с его чрезвычайно богатым изобилием. Первичная продуктивность в океане ограничена верхней сотней метров или меньшей глубиной, если ограничено поступление света достаточного для роста растений. В этих *эвфотических* (хорошо освещенных) зонах питательные вещества для водорослей ограничены и могут быть исчерпанными. В умеренном климате охлаждение в зимний период поверхностных слоев воды увеличивает их плотность. Это позволяет пополнять питательные вещества за счет поступления и смешивания с богатой продукцией из глубинных вод. В тропиках поверхностные слои моря остаются теплыми круглый год, сезонное перемешивание отсутствует, нет пополнения и питательных веществ, так получается, что их продуктивность остается низкой. Тропические воды вообще бедны растворенными нитратами и фосфатами (Endean, 1982).

Изобилующая жизнь коралловых рифов контрастирует и кажется аномалией со сравнительно низкой первичной продуктивностью вод тропических морей, окружающих рифы. Это позволяет называть коралловые рифы «оазисами в океанской пустыне» (Goreau, 1972; Преображенский, 1986; Сорокин, 1990; Steen, 1990).

Средства, которыми рифы и их обитатели поддерживают изобилие среди общего дефицита, заключаются в специфических особенностях населяющих их видов. Эффективность в продуктивности, импортрование продовольствия и рециркуляция органического вещества - все используется, чтобы поддержать изобилие жизни на рифах.

Самый важный элемент в эффективности продуктивности на рифах заключается в прямом взаимодействии ткани животного и растения. Кроме кораллов зооксантеллы имеют и используют губки, асцидии, актинии, горгонарии и гигантские моллюски тридакны. Интенсивность фотосинтеза высока даже в осадках из кораллового песка и щебня благодаря действию зеленых и диатомовых микроводорослей. Это совместное проживание растений и животных предоставляет возможность лимитировано использовать питательные вещества, которые будут сохранены в закрытом цикле взаимодействия между клетками растения и хозяина-животного. Это также позволяет животным получать питание из клеток растения без необходимости их поедать. Притом, что происходит увеличение продукции питательных веществ, замена ткани растения в этом процессе минимизирована.

Склерактиниевые кораллы - основные рифостроители - имеют, как минимум пять типов углеродного питания. Основная масса продукции (60-90%) поступает за счет первичной продукции зооксантелл (Титлянов, 1996). Продукты фотосинтеза зооксантелл, главным образом в виде липидов, экскретируются водорослями, а поглощаются клетками полипа и используются на дыхание и формирование тела животного. Другим источником пищи коралла является

хищничество, поставляющее 10-20% от общего количества питательных веществ. Животная пища служит для кораллов главным источником азота и фосфора. До 10% необходимой пищи полипы получают переваривая мертвые останки животных и бактерий, которые оседают на слизь щупалец и подтягиваются к глотке. Поглощение растворенного в воде органического вещества составляет 3-5% в доле общего питания. Еще один способ получения питательных веществ – это переваривание собственных зооксантелл, которое происходит постоянно. Этот процесс стимулируется в темноте или при голодании (Титлянов, 1996). Обязательными источником пищи кораллов являются и автотрофия, и хищничество. Кораллы не способны существовать длительное время как без зооксантелл, так и в отсутствии зоопланктона.

Продовольствие импортируется на рифы из окружающих океанических вод в форме планктона. Большая часть сообщества рифа зависит полностью или частично от этого источника энергии. Активными потребителями планктона являются губки, большинство кораллов, морские перья, актинии, мшанки, трубчатые черви, морские лилии и многие другие животные. Стаи, можно сказать тучи, мелких рыбешек обязаны своим существованием планктону. По образному выражению Р. Стина (Steen, 1990) коралловый риф представляет собой стену из ртов, в которые планктон приносится бесконечным потоком океанских вод.

Рециркуляция органического вещества на рифах также имеет свои особенности. В дополнение к микробному разложению органического вещества, через которое питательные вещества обычно возвращаются в абиотическую среду экосистемы, здесь имеются свои короткие пути. Стаи рыб, которые парят над рифами, буквально забрасывают их фекалиями. Другие рыбы и некоторые животные этим питаются. Эта пища может пройти через несколько индивидуумов, пока все возможные питательные компоненты не будут извлечены. Кораллы также поглощают эти вещества, снабжая своих зооксантелл нитратами и фосфатами, необходимыми для их роста.

Остатки органических веществ (фекальные и секреторные слизистые остатки), от которых освобождаются рыбы, кораллы и другие организмы, в конечном счете, откладываются на песчаном дне риффлета и лагуны. Здесь они обогащаются слоем бактерий и морских водорослей, которые живут на поверхности песка, что в свою очередь становится источником продовольствия для удивительно богатой фауны, живущей в песке и на нем. Ее представители поглощают и переваривают поверхностные слои песка наряду с детритом, микробами и морскими водорослями. Поверхностный песок, ежегодно непрерывно обрабатываемый этим способом, оценивается в тоннах на гектар (Endean, 1982).

Огромная часть населения рифового сообщества добывает питательные вещества за счет хищничества. Объекты питания, которые используются одним или многими хищниками, могут активно разыскиваться или пассивно подкарауливаться. Хищники используют различные приемы погони или способы маскировки. Естественно, в этих условиях становится очень выгодным развивать эффективные меры защиты против хищничества. Они могут быть анатомическими, физическими, электрическими, химическими и комбинированными.

Анатомические средства защиты характерны для большинства кораллов и многих моллюсков за счет формирования толстых известковых скелетов. Кораллы прячут мягкие ткани полипов в известковый скелет при любой опасности. Так же поступают двустворчатые моллюски, плотно смыкая обе створки раковины. Некоторые гастроподы (*Trochus niloticus*, *Cassis cornuta*) имеют очень твердые и толстые раковины, которые не могут раздробить большинство хищников. Известные рыбы-коробочки заключены в костистую броню (рис. 46б). Многие иглокожие имеют длинные подвижные шипы, которые могут быть и ядовитыми (рис. 35а, б). Потревоженные осьминоги и каракатицы выпускают темное облако чернил, делая таким образом «дымовую завесу» для своего спасения. Многие

рыбы и ракообразные из группы стоматопод обладают чрезвычайной быстротой и маневренностью, становясь неуловимыми для многих хищников.

Большое количество рифовых животных обладают химической защитой. Некоторые из них вырабатывают неприятные для обоняния или на вкус вещества. Многие голотурии выбрасывают длинные клейкие нити, содержащие вредные для потенциальных врагов вещества. Губки, чтобы предупредить нападение на них выделяют в окружающую воду ядовитые вещества. Все склерактинии и анемоны обладают ядовитым стрекательным аппаратом, который используется как для защиты, так и для охоты. Некоторые рыбы обладают способностью защищаться за счет мощных электрических разрядов.

Пожалуй, наиболее удивительным образом защищается от своих врагов один из красивейших голожаберных моллюсков, так называемый испанский танцовщик (рис. 33ж). Его крупное (до 20 см) алое тело при плавании за счет волнообразных колебаний краев мантии создает впечатление движений подобно вздымающимся и вращающимся юбкам танцовщицы фламинго.

Однако, при такой, казалось бы, эффективной, рекламе своего присутствия, на моллюска не нападают акулы и рыбы, так он выделяет химический репеллент, вызывающий у хищников отвращение.

В то же время против искусственных методов защиты развились не менее совершенные методы захватывания добычи.

Печально известная морская звезда терновый венец (*Acantaster planci*, рис. 36е), нападая на кораллы, использует ресурс высоко специализированной ферментной системы, позволяющей расщеплять и использовать воск (цетил палмитат), имеющийся в кораллах. Но ни длинные шипы, ни ядовитый сапонин, выделяемый этой звездой, не спасают ее от нападения харонии (*Charonia tritonis*, рис. 31а), которая способна детоксифицировать сапонин этой звезды. Так же харония поступает и с другими ее пищевыми объектами – голотуриями. Другие виды тритонов используют в пищу асцидии, несмотря на их способность к

химической защите. Крупные гастроподы, известные как «шлемы» (*Cassis cornuta*), и рыбы-спинороги легко справляются с длинными и ядовитыми шипами морских ежей - диадем (*Diadema setosum*). Яйцеобразные белые гастроподы - овулы (*Ovula ovum*, рис. 32г) безнаказанно питаются полипами ядовитого мягкого коралла саркофитона (*Sarcophyton trocheliophorum*). Другие гастроподы – ципреи, принадлежащие к роду *Volvo*, способны справиться с мощными антибиотиками, производимыми горгонариями, которые служат пищей этим моллюскам. Губки содержат и источают ядовитые материалы, поэтому для большинства рифовых обитателей не съедобны. Однако некоторые виды рыб и голожаберных моллюсков нашли способ подавлять эту “неприятность” и питаются губками.

Экстраординарность, универсальность и специализация способов и мер как защиты, так и нападения позволяют многочисленным обитателям коралловых рифов не только оставаться живыми, но и пополнять запасы питательных веществ и энергии, необходимых для поддержания жизни каждого индивидуума и существования рифового сообщества в целом.

6. Ядовитые и опасные обитатели

Необыкновенное разнообразие и красота коралловых рифов таят в себе опасных и ядовитых обитателей, число которых чрезвычайно велико, а красота весьма привлекательна.

Все без исключения кораллы обладают ядовитыми стрекательными клетками. В целом они не представляют большой опасности для человека. Но не защищенные части тела при соприкосновении с жестким известковым скелетом коралла легко могут быть поранены. Даже небольшие царапины, оставленные кораллами, долго не заживают. Оставшиеся в ранах стрекательные клетки и мелкие обломки скелета, вызывают ощущение ожога, подобного крапивному, и, что более опасно, - опухоль с последующим нагноением. Наиболее сильные «ожоги», вплоть до повышения температуры тела и головных болей, случаются от

соприкосновения с гидрокораллом рода миллепора (*Millepora*, рис. 22м).

Морские ежи распространены во всех зонах рифа, и неприятные инциденты возникают чаще всего при близком знакомстве с иглами больших черных морских ежей из рода диадема (*Diadema*, рис. 35а). Они могут образовывать массовые скопления в лагунах и на риффлете, а также поодиночке и группами укрываться в различных нишах, медленно шевеля тонкими длиннейшими и очень ломкими иглами, похожими на вязальные спицы. Игла по всей длине покрыта зазубринами, направленными остриями назад. Она легко протыкает кожу и, глубоко вонзившись в мягкие ткани, обламывается, при этом в ранку попадает яд. При попытке удалить застрявший обломок он глубже вонзается в кожу, причиняя жгучую боль. Однако эти неприятные и острые ощущения серьезной опасности не представляют. Острая боль проходит сравнительно быстро, а застрявшие под кожей обломки игл вскоре рассасываются или выходят наружу после легкого нагноения.

Морские ежи токсопнеустес (*Toxopneustes*) и трипнеустес (*Tripneustes*), не имея длинных как у диадем игл, защищаются многочисленными тонкими ножками (педицилляриями, рис. 35в, е). Педициллярии заканчиваются трехстворчатыми щипчиками, которые играют еще и защитную роль. Через прокол, сделанный щипчиками, в ранку вводится яд, который парализует хищных морских звезд и других врагов морского ежа. У человека яд этих ежей вызывает сильную боль, быстро распространяющуюся по конечности вверх и достигающую области сердца. В результате общего отравления наступает паралич языка и мышц лица. Известны единичные случаи смертельного исхода. Такие ежи на рифе не многочисленны, они очень редко встречаются пловцам с трубками и масками, а аквалангисты, как правило, защищены от случайных соприкосновений с ними своим снаряжением.

Неприятные болезненные ощущения вызывает любой укол о длинные иглы морской звезды терновый венец (*Acanthaster planci*, рис. 36е), даже если

немедленно удалить (выдавить) из ранки кровь. Д.В. Наумов так описывает встречу с этой звездой: - Первый раз мы столкнулись с этой звездой в 1960 году, задолго до вспышки ее массового размножения, когда обследовали коралловые рифы на южном побережье острова Хайнань. Извлекая из воды морскую звезду, один из участников экспедиции укололся пальцем об острый шип. Хотя ранка была совсем незначительной, в месте укола ощущалась сильная боль. К вечеру рука пострадавшего отекала, боль распространилась по всей ее длине от кончика пальца до плеча, начали развиваться некоторые симптомы общего отравления. В результате интенсивного лечения болевые ощущения были сняты, но полное выздоровление наступило лишь через несколько дней (Наумов и др., 1984).

Конусовидные гастроподы конусы (*Conus geographicus*, *C. textile* и др.) обладают способностью выбрасывать стилетообразный ядовитый гарпун, который они используют как для нападения, так и защиты (рис. 30ж). Обычно потревоженный конус втягивает тело в раковину. Но иногда пойманный пловцом моллюск (они очень активно собираются коллекционерами) может выбросить через высунувшийся хоботок свой стилет, введя в образовавшуюся ранку яд. Довольно сильное нервно-паралитическое действие этого яда приводит к летальному исходу пораженных жертв и даже человека. К счастью конусы не очень часто защищаются от человека.

Все это были, безусловно, ядовитые, но, можно сказать, условно опасные животные. В виду того, что они очень заметны, благодаря их окраске и поведению, контакт с ними обычно не случаен. Как правило, он преднамерен и, к сожалению, в большинстве случаев сопряжен с небрежным отношением к опасности или незнанием последствий, которые могут наступить в результате встречи с этими животными.

Наиболее опасны и подчас смертельны случайные контакты, иногда мгновенные соприкосновения, которые могут быть совершенно не замечены до определенного момента. Среди беспозвоночных такую угрозу несут некоторые

медузы, а у позвоночных – скорпеновые рыбы.

Самая опасная тропическая медуза - морская оса (*Chironex fleckeri*). Иногда ее называют морской убийцей. Ее размер не больше литровой банки. Она представляет собой прозрачный цилиндрический колокол с четырьмя разветвленными светлыми щупальцами (рис. 65), прикосновение которых к незащищенной коже нередко заканчивается трагически. В момент контакта с медузой пострадавший ощущает острую боль и сильнейшее жжение пораженного участка. От болевого шока иногда теряется сознание. Вскоре появляются первые признаки общего отравления - онемение губ, сухость во рту, затруднение дыхания. Немало людей погибало, потеряв сознание и утонув сразу же после прикосновения к морской осе, еще до того, как началось общее отравление. По данным австралийских исследователей, смерть может наступить через 1-5 минут. Отравление протекает чрезвычайно тяжело, особенно если площадь пораженного участка достаточно обширна. Симптомы болезни крайне мучительны, и пострадавший непременно должен быть госпитализирован. Поражение может наступить лишь от соприкосновения с обрывком щупальца. Даже в случае благополучного исхода на коже долго остаются рубцы - следы от щупалец медузы.

Скорпеновые рыбы особенно опасны тем, что они, в ожидании добычи способны маскироваться, абсолютно сливаясь с окружающей средой. За эту способность их часто называют камень-рыбой. Они становятся неприметными в зарослях водорослей в щелке из обломков кораллов и т.д. (рис. 48д-ж). Парные ядовитые железы связаны с 13-ю костистыми шипами плавников рыб. Жалящий укол происходит при контакте с шипами незащищенной рукой или ногой. Интенсивная, часто мучительная боль может длиться в течение многих дней. Пораженные участки обычно опухают, дыхание становится прерывистым, отмечается понижение кровяного давления, а иногда и частичный паралич. В случае сильного поражения эффект отравления оказывается особенно

выраженным. Пострадавший может скончаться в результате паралича и сердечной недостаточности. При благополучном исходе полное выздоровление наступает лишь через несколько месяцев.

Не все скорпеновые рыбы маскируют себя и стараются быть не замеченными. Рыба-зебра (также известна как рыба-крылатка или рыба-лев) напротив как бы выставляют напоказ свои смертельно ядовитые, но завораживающе-яркие кружевные плавники (рис. 50). Эта рыба обычно медленно плавает, патрулируя свою территорию, или парит в какой-нибудь нише или зарослях кораллов. Такое поведение обычно не вызывает никакого опасения у большинства неискушенных людей. Возникает соблазн протянуть руку и потрогать такую изящную рыбу, чтобы рассмотреть ближе. Выполнение такого желания сменяется немедленным сожалением о содеянном. Длинные лучи спинных и грудных плавников тут же направляются к руке и коротким толчком через укол вводят сильный яд.

Из других опасных и ядовитых рыб на рифе распространены различные фугу и морские угри, которые могут вызывать сильное отравление при их пищевом использовании. Практически все скаты имеют на конце хвостового луча крупные зазубренные зубцы (рис. 46е). Они обычно зарываются в песок и становятся мало заметными. Лучи используются в качестве защиты, если наступить на ската или досадить ему иным способом. В такие моменты хвостовой луч будет энергично стегать жертву и стремиться ввести снабженный ядом зубец в ее тело. Поскольку зубец сильно зазубрен он, сломавшись, может остаться в ране.

Многочисленные на рифах морские змеи (рис. 66), яд большинства которых во много раз превосходит по силе воздействия яд кобры. Они могут «ощупать» пловца своим раздвоенным языком от маски и до концов ласт или долго сопровождать водолаза во время работы, испытывая его нервную систему. Однако морские змеи не склонны без лишней нужды кусаться и на человека не нападают,

не расценивая его ни как конкурента, ни как объект питания. В большинстве случаев жертвами змей оказываются дети, обнаружившие на пляже выброшенную морем змею, или рыбаки, разбирающие улов и не заметившие опасную добычу среди остальной живности.

Яд морских змей оказывает нейротоксическое воздействие, без образования опухоли и воспаления в месте укуса. Развиваются общие явления - слабость, потеря координации движения, рвота. И если меры по оказанию первой помощи не были приняты, то через пять-десять часов наступает смерть от паралича дыхательного центра (Tamiya, 1975).

Жертвами самых крупных и «ужасных» хищников -акул становятся, как правило, купальщики и виндсерфингисты на мелководье у многолюдных пляжей. На рифе акулы обычно патрулируют в зоне внешнего склона рифа или отдыхают в коралловых кущах (рис. 67). На аквалангистов они, как правило, или не обращают внимания, или удаляются от них. Более того, при уверенно «агрессивном» намерении аквалангиста приблизиться к акуле она предпочитает удалиться. В ходе 30-летних экспедиционных исследований рифов от Австралии до Африки мне по долгу службы и в качестве более опытного человека приходилось отвечать за безопасность моих коллег, включая их опасные встречи под водой. При обнаружении вблизи места наших изысканий акулы, я, энергично работая ластами, уверенно направлялся в ее сторону, выставив вперед водолазный ломик. Во всех случаях акулы сначала медленно, а по мере приближения к ним, быстрее ретировались из зоны моей досягаемости. Во время испытаний различных противоакульих приборов и ружей мне два дня не удавалось найти не только акулу, но сколько-нибудь крупного окуня. Вероятно, во время этих поисков и стремления выстрелить в предстоящую жертву крупных размеров от меня исходили флюиды агрессии. Уверенное и грамотное поведение на рифе предостережет и сохранит от многих опасностей.

Все существующие угрозы, опасности и стремление большинства

обитателей рифа ужалить, отравить и съесть друг друга не останавливают жизни на рифе. Все живое на нашей планете своим рождением как бы подписывает свой приговор, делая первый шаг к смерти и ко всем подстерегающим опасностям, но, тем не менее, стремится жить и плодить себе подобных. Жизнь на коралловом рифе кипит и продолжается.

7. Человек и риф

Коралловые рифы издавна играли важную роль в жизни человека. Для островных народов рифы всегда были не только легко доступной кладовой. Они оказывали огромное влияние на формирование их культуры. Обитатели рифа обеспечивали аборигенов сырьем и предметами для чрезвычайно развитого искусства. Через тотемных животных определялись основы духовной веры, которая лежит в основании их цельного существования.

Сегодня рифы приобретают для человечества еще более широко значимую роль (ежегодно коралловые рифы дают в товарах и услугах порядка 375 миллиардов долларов, полностью или частично обеспечивая существование десятой части человечества). Стремительно растет туризм, основанный на посещении рифов, получая от мировой промышленности многомиллиардные инвестиции на дальнейшее развитие. Красота рифа очаровала многочисленную армию аквалангистов, фанатичных в поисках на коралловых рифах различных впечатлений или затопленных сокровищ. Растет число любителей подводной фотографии - очень увлекательного, но не легко доступного и дорогого хобби. С научной точки зрения, рифы дают людям уникальные возможности для исследования и понимания разнообразных аспектов и явлений жизни. Обитатели рифа предоставляют изобилие биологически активных веществ, потенциально ценных для фармакологии. Однако, может быть, самым важным для человека не экономическое или прагматическое, а скорее естественно-философское и духовное значение рифов. Бесспорная ценность рифов как системы заключается в

их восстановительном потенциале биоразнообразия в океане, которое следует рассматривать как достояние всего человечества. Коралловые рифы позволяют нам погрузиться в их красоту и тайну. Подобно волшебному эликсиру они, кажется, способны заманить нас в свои сети и мы можем вернуть себе тот благоговейный трепет и энтузиазм к жизни, которые испытывали в детстве.

7.1. Общее негативное воздействие на риф

Локальные, ограниченные повреждения коралловых рифов и их обитателей в результате действия естественных физических сил случались во все времена и регулярно происходят в настоящее время. Разрушения, которые случаются в результате естественного воздействия, типа серьезного тайфуна или цунами, могут быть весьма обширными. Тем не менее, понесенный ущерб довольно скоро может быть восстановлен за счет быстрого роста кораллов и новой колонизации личинок. Несмотря на структурную сложность зрелого сообщества кораллового рифа, размеры населения отдельных видов чрезвычайно устойчивы, или, по крайней мере, изменяются только в узких предсказуемых пределах. Эта стабильность и предсказуемость связаны с чрезвычайным опытом разнообразных испытаний и балансирования, который был приобретен в ходе эволюционной истории сообществ кораллового рифа.

Однако выработанные тысячелетиями защитные механизмы против естественного физического воздействия не могут противостоять новым факторам, вызванным некоторыми человеческими действиями.

Повсеместно отмечается увеличение количества терригенных осадков, которые приносятся в последние годы реками в прибрежные воды кораллообразующих районов из-за неуправляемого сельского хозяйства и сведения лесов, ведущих к ускоренной эрозии поверхности почвы. За последние десятилетия во многих районах развивающихся стран, включая Вьетнам, сведение лесов, связанное с проектами экономического развития (интенсификация

сельского хозяйства, туризма, жилищного и индустриального строительства) возросло в несколько раз. В результате этого на коралловых рифах сильно увеличились отложения илистых и глинистых осадков, которые являются губительными для коралловых сообществ. Различные моющие средства, теперь все более и более поступающие в морские воды, также могут иметь неблагоприятное воздействие на кораллы. Умеренное домашнее моющее средство общего использования, даже при низкой концентрации 0.5%, может способствовать гибели кораллов.

Появление и широкое внедрение аквалангов, мощных подвесных лодочных моторов и современного подводного оружия привели к росту выборочного изъятию обитателей рифа, особенно тех, которые занимают ключевые позиции в сообществе. Так, например, стали интенсивно изыматься из популяций самые крупные экземпляры рыб и моллюсков. Выборочное удаление из рифового сообщества крупных групперов могло быть одним из факторов демографического взрыва морской звезды терновый венец, молодь которой служит пищей для этих окуней. Главным врагом тернового венца считается моллюск рог тритона, который охотится на молодых и взрослых морских звезд акантастеров. Удаление гигантских тритонов людьми, в продовольственных и коллекционных целях, совпавшее с загрязнением многих рифов, было главным фактором вспышки численности акантастеров. Этому способствовало и то, что личинки и молодь тернового венца лучше переносили загрязнение, чем кладки и личинки его врага.

Повсеместное расширение существующих и создание в рифообразующих районах новых туристических и дайвингцентров приведет к еще большим проблемам, связанных с загрязнением рифов. Существует общее мнение о том, что изменения в сообществах кораллового рифа, происходящие в результате антропогенного воздействия, вероятно, будут более серьезными и иметь более долгосрочные последствия, чем разрушения, вызванные естественными факторами. При этом следует иметь в виду, что естественные разрушительные

действия возникают спорадически, а большинство форм человеческой деятельности, ведущей к разрушению кораллового рифа, воздействуют на коралловый риф почти непрерывно. И что особенно важно – у рифовой экосистемы не было необходимого времени, чтобы развить механизмы защиты против тех человеческих действий, которые вызывают изменения нового свойства.

В последнее десятилетие XX века и все годы начавшегося столетия на всех без исключения рифах наблюдается явление “бличинг” (bleaching), или отбеливание кораллов. Бличинг поражает отдельные колонии и большие площади поселений кораллов. Зооксантеллы покидают своих хозяев, коралл погибает, и после этого на месте живых кораллов остаются белые известковые скелеты. Отсюда появился термин «отбеливание». Природа этого явления до конца не выяснена. Считается, что оно вызвано глобальным потеплением и повышением температуры воды. Но наряду с гибелью кораллов одних видов рядом благополучно существуют другие виды. В экспериментах показано, что кораллы могут переносить кратковременное повышение температуры до 45°C. В последнее время появились сведения, что в некоторых случаях обесцвечивание вызывают именно бактерии. Они атакуют ослабленные повышенной температурой воды кораллы, и те лишаются своих симбионтов. В последние 10 лет у кораллов зарегистрировано 11 новых болезней. Во Флориде, например, число колоний, пораженных болезнями, в этот промежуток времени увеличилось в несколько раз. Вызываемое цианобактерией *Phormidium corraliticum* заболевание «черная лента» убивает коралл-мозговик размером с арбуз всего за месяц.

Скорее всего, в каждом конкретном случае бличинга, других причин болезней и гибели коралла, совпадают и взаимодействуют несколько факторов: локальное повышение температуры, степень и природа загрязнения, в том числе бактериального, и видоспецифичность кораллов.

Экосистема кораллового рифа необычайно сложна. Это обеспечивает высокую эффективность ее функционирования, но в то же время делает ее чрезвычайно чувствительной к внешним воздействиям, особенно таким, которые угнетают популяции стержневых видов кораллов или видов, контролирующих размножение кораллофагов. Такие воздействия могут вызывать необратимую деградацию экосистемы рифа, если фактор стресса действует дольше, чем время, необходимое для регенерации сообщества кораллов, т.е. более 10-15 лет. Именно таким свойством обладает антропогенный стресс, который в последнее время имеет тенденцию к резкому росту. Результатом его роста является глобальная дестабилизация экосистем рифов и гибель кораллов в ряде регионов.

7.2. Изменение состава и структуры коралловых сообществ

Вьетнам находится на экономическом подъеме. По всему побережью идет интенсивное жилищное и коммуникационное строительство, открываются десятки новых отелей и дайвингцентров, происходит интенсификация марикультурных хозяйств. Постоянно растет поток туристов как отечественных, так и зарубежных, желающих заниматься дайвингом на ближайших к городам рифах. Вместе с тем инфраструктура очистных сооружений и охранных экологических мероприятий заметно отстают от общего экономического роста. Это не замедлило сказаться на увеличении поступления загрязненных терригенных стоков в воды заливов и бухт (An et al., 2000; Vo et al., 2002). Непосредственно на коралловые рифы ежедневно осаждается до 70 - 100 г/м² осадка, количество которого увеличивается на порядок во время тайфунов (Vo, Hodgson, 1997; Латыпов, 2003б).

В ближайшем будущем главной угрозой для рифов будет человеческая деятельность в местном или региональном масштабе. Эта угроза, вероятно, намного больше, чем предполагаемое общее глобальное потепление, которое будет сказываться на рифах в отдаленном будущем (рис. 68). Осаждение

терригенных материалов - основная причина загрязнения и повреждения рифов в мировом масштабе. Оно постоянно возрастает за счет нарушения растительного покрова Земли (сельское хозяйство, лесозаготовки), горных разработок, строительных работ, сбросов отработанных вод, растворенных удобрений и т. п. Как результат - уменьшение света, получаемого кораллами, засыпание их слоем осадков, абразия тканей полипов трением и т. д. Эвтрофицированные воды действуют на обмен веществ в зооксантеллах, способствуют цветению фитопланктона, которое сокращает освещенность и благоприятствует развитию бентосных фильтраторов (An et al., 2000; Huan, Hoang Son, 2000; Павлов и др., 2004). В этих условиях кораллы становятся менее конкурентоспособными по сравнению с макроводорослями и другими беспозвоночными в процессе извлечения питательных веществ. Как следствие этих процессов степень покрытия субстрата кораллами сокращается до 20-40% и увеличивается степень покрытия поверхности субстрата макрофитами *Chnoospora* и *Halimeda* до 60-80%. Наблюдается сокращение площади рифов в целом (Латыпов, 2006).

Мне удалось повторить исследования спустя более двадцати лет на одних и тех же рифах и на тех же самых разрезах. Два из них являются очевидным примером различного отношения людей к окружающей их среде и как результат различного воздействия на нее.

Впервые рифы островов Мью и Мун (Приложение 2) были обследованы в 1981 г. с использованием автономного водолазного снаряжения общепринятого метода рамок и трансект (Loya, Slobodkin, 1971). Были выявлены структурные и бесструктурные рифы в зависимости от наличия или отсутствия геоморфологической зональности и рифогенных отложений (Wainwright, 1965; Latypov, 1995). Структурный риф с выраженной зональностью и рифогенными отложениями был выявлен в юго-восточной части острова Мью. Бесструктурные рифы вокруг острова Мун покрывали субстрат маломощной коркой, мало изменяя

его профиль.

На рифе острова Мью в 1981 г. были выявлены практически все зоны, характерные для большинства типичных структурных рифов (Латыпов, 1982, 1990): небольшая лагуна (прибрежный канал), внутренний и внешний риффлет, склон рифа и предрифовая платформа. На предрифовой платформе (120-140 метров от берега, глубина 11 м) на отдельных глыбах встречались небольшие преимущественно массивные колонии склерактиний *Stylophora*, *Lobophyllia*, *Goniastrea*, *Montipora*, *Galaxea*, *Porites*, *Goniopora*, *Leptoria*, *Favia*, гидроиды *Millepora*, отдельные колонии горгонарий и альционарий. Встречались кустики морской травы *Halophila ovalis*. Покрытие субстрата кораллами не превышало 5-7 %. В основании склона рифа увеличивались размеры и количество органогенных глыб, поверхность которых обрастала колониями кораллов различных форм. К середине склона рифа наиболее часто встречались пятна поселений ветвистых колоний *Acropora*, *Porites* и *Montipora*. На субстрате свободном от этих поселений отмечались скопления одиночных фунгиид и кустики водорослей *Halimeda opuntia* и *Chnoospora implexa*.

На склоне рифа были распространены склерактинии (50-60 видов) разнообразных форм колоний, которые формировали обширные по площади поселения и биостромы протяженностью 4-5 м и высотой до 1 м. По степени покрытия субстрата доминировали *Acropora formosa*, *A. cytherea*, *A. millepora*, *Montipora digitata*, *M. foliosa*, *Porites nigrescens*, по разнообразию - представители родов *Acropora* (11-17 видов), *Porites* (4-7 видов), *Fungia* (3-5 видов). Степень покрытия субстрата кораллами составляла 45-60%, а в пятнах поселений отдельных видов *Acropora* и *Porites* достигала 75-100%. Среди кораллов в этой зоне рифа постоянно встречались моллюски *Cypraea*, *Lambis*, *Pinna*, морские ежи *Diadema setosum*, звезды *Linckia laevigata*, *Culcita novaeguineae*, *Acantaster planci*, голотурии *Holothuria edulis*. Между колониями кораллов и их ветвями были распространены бурые водоросли *Ch. implexa*, которые занимали 10-15%

поверхности субстрата. На обломках погибших ветвистых кораллов постоянно встречались небольшие (2-5 см) регенерирующие колонии склерактиний *Psammocora*, *Acropora*, *Montipora*, *Porites*, *Pocillopora*, *Favites* и гидроидов *Millepora*.

На риффлете формировались чередующиеся пятна и полосы поселений акропорид и поритид *A. formosa*, *A. cytherea*, *M. digitata*, *M. foliosa*, *P. nigrescens*, *P. andrewsi*. На песчано-гравийных прогалинах, свободных от поселений акропорид и поритид, встречались скопления фунгиид и мелкие регенерирующие колонии с преобладанием видов рода *Porites*. Из массовых видов макробентоса, обычных для этой зоны рифа, чаще встречались *Cyprea arabica*, *Lambis chiragra*, *D. setosum*, *H. edulis*, *L. laevigata*. Степень покрытия субстрата кораллами в целом достигала 50-70%, в пятнах монопоселений – 100%. В зоне внутреннего риффлета отмечено распространение бурой водоросли *Ch. implexa* - в пределах 12-15% покрытия субстрата.

В небольшой лагуне встречались отдельные колонии склерактиний, ветвистые и пластинчатые колонии миллепор и единичные колонии мягких кораллов. Преобладали массивные колонии *Porites*, *Favia*, *Favites*, *Goniastrea*, корымбозные и толстоветвистые *Acropora*, *Pocillopora*, инкрустирующие *Montipora*, *Echinopora* и *Leptastrea*. Степень покрытия субстрата кораллами не превышала 5-7%.

В сентябре-октябре 2003 и в январе 2005 г. на этих рифах были проведены визуальные наблюдения с целью учета степени покрытия субстрата кораллами и макрофитами, так же качественной оценки видового богатства склерактиний и массовых видов макробентоса (рис. 69). Результаты этих наблюдений приводят к тревожным выводам.

На рифе острова Мью выявлены заметные изменения, которые вызваны прежде всего антропогенными факторами, поскольку остров находится в непосредственной близости от города и порта Нячанг и со всех сторон окружен

хозяйствами марикультуры и туристическими комплексами. Первый наиболее заметный факт - это сильное заиливание субстрата, кораллов и другого макробентоса в зоне склона рифа (рис. 70, 71). В водах, окружающих этот остров, отмечены наибольшие значения седиментационного потока – 35.28-48.6 г/м² сутки. Второй - это сокращение числа и размеров колоний рифообразующих склерактиний и увеличение количества известковых водорослей *Halimeda* и *Chnoospora*. Преобладавшие здесь ранее различные виды пластинчатых и ветвистых *Acropora* и *Montipora* в значительной мере сменило моноспецифическое поселение тонковетвистых *Montipora porites*. Степень покрытия субстрата кораллами редко превышает 30-45%. На ветвистых обломках мертвых кораллов по-прежнему встречаются небольшие (2-5 см) регенерирующие колонии склерактиний *Montipora*, *Porites*, *Favites* и гидроидов *Millepora*, но их разнообразие и количество сократились в 1.5-2 раза. С середины склона рифа между кораллами и их ветвями постоянно встречаются пятна поселений водоросли *Ch. implexa*. Начиная с верхней части склона рифа и на риффлете наблюдаются полосы поселений ветвистых и пластинчато-ветвистых *M. digitata*, *M. foliosa*, *P. cylindrica* (с пятнами колоний площадью 3-5 м²) с общей степенью покрытия субстрата кораллами до 55-60%. Водоросли *Ch. implexa*, *Halimeda opuntia*, *H. discoidea* распространились во всех зонах рифа, интенсивно оккупируя субстрат и пространство между ветвями кораллов и занимая до 60-75% поверхности субстрата (рис. 68е). В лагуне по-прежнему распространены только отдельные колонии различных кораллов. Чаше встречаются массивные и субмассивные колонии *Porites*, *Pocillopora*, но очень редко - колонии *Acropora*. Степень покрытия субстрата кораллами не превышает 3-5%.

Изменения затронули и сопутствующий макробентос. 20-25 лет назад здесь постоянно встречались морской еж *Diadema setosum* (не менее 5 экз./м²), голотурии *Holothuria edulis* (1-2 экз./м²), *H. atra*, морские звезды *Linckia laevigata*, *Culcita novaeguineae*, *Acantaster planci* (0.1-0.2 экз./м²), моллюски *Atrina vexillum*

(до 0.2 экз./м²), *Tridacna crocea* (0.5 экз./м²), *Lambis chiragra*, *L. scorpius*, *L. lambis*, *Trochus niloticus*, *Cypraea tigris*, *Mauritia arabica* (0.2-0.5 экз./м²) и другие беспозвоночные. В 2003-2005 гг. были встречены лишь единичные особи трохуса, атрины, крайне редкие диадемы и голотурии, но весьма обычной стала морская звезда *A. planci*.

На рифах острова Мун в 1981 г. склерактинии не формировали сколько-нибудь мощных рифогенных отложений, они покрывали субстрат маломощной коркой (см. рис. 2, 3). Однако видовое богатство и степень покрытия субстрата кораллами остались достаточно высокими.

В прибрежной части на крупных скальных глыбах были распространены разрозненные колонии различных форм роста, среди которых преобладали *A. cytherea*, *A. palifera*, *A. humilis*, *Stylophora pistillata*, *Favia speciosa* и гидроиды *M. dichotoma*, *M. platyphylla*. На расстоянии 3-4 м от берега (глубина 2-3 м) формировались заросли кораллов с явным доминированием крупных пластинчатых акропор *A. cytherea*, *A. hyacinthus* и тонковетвистых *M. dichotoma*. В отдельных пятнах степень покрытия субстрата была не менее 75%. Между поселениями акропор и миллепор встречались многочисленные и разнообразные колонии других склерактиний, обычных для зоны склона рифа *Porites*, *Goniastrea*, *Platygyra*, *Diploastrea*, *Favia*, *Favites*, *Echinopora*, *Turbinaria*, различные фунгииды. По мере удаления от берега и с увеличением глубины происходит сокращение размеров скальных глыб и их количества. В результате уменьшения площади твердого субстрата сокращаются численность и разнообразие колоний склерактиний. Степень покрытия субстрата кораллами падает до 15-20%. Наиболее часто встречались колонии *Acropora*, *Porites*, *Turbinaria*, *Millepora*. В основании глыб были распространены небольшие колонии, типичные для нижней части склона рифа: *Symphyllia*, *Lobophyllia*, *Euphyllia*, *Micedium*, *Pectinia*, отдельные колонии альционарий и горгонарий. Поселения кораллов прослеживались на протяжении 100-110 м от берега при наличии твердого

субстрата. Между ними постоянно встречались различные иглокожие, среди которых преобладали морские ежи *D. setosum* в агрегированных скоплениях до 15 экз./м².

При обследовании рифов у южной части острова Мун в октябре 2003 и в январе 2005 годов не было отмечено сколько-нибудь серьезных изменений в составе и структуре сообщества кораллов. Основу коралловых поселений, как и ранее, составляют пластинчатые акропоры и тонковетвистые миллепоры. Несколько сократилась степень покрытия субстрата живыми кораллами из-за отбеливания и гибели различных частей или целых колоний *Acropora*, *Pocillopora*, *Seriatopora*, *Millepora* и некоторых *Fungia* и *Sandalolitha*. Тем не менее, разнообразие кораллов, особенно на глубине более 5 м (где, вероятно, меньше сказывается влияние ныряльщиков с маской), остается довольно высоким. За полчаса визуальных наблюдений мне удалось установить 108 видов, принадлежащих не менее чем к 40 родам склерактиний. Для этой части рифа характерно распространение не менее 10 видов акропор, что свидетельствует о вполне удовлетворительных условиях для их существования. Здесь так же формируются поселения фунгиид до 45 экз./м² (*Fungia fungites*, *F. concina*, *Sandalolitha robusta*, *Polyphyllia talpina*, *Herpolitha limax* и др.) в полосах (1.5-2.5 м шириной и до 4-5 м длиной), ориентированных перпендикулярно к берегу со сплошным покрытием субстрата. Некоторые особи фунгиид достигают в размере 0.5 м. Кроме этого наблюдается много молодых фунгиид (1-5 см в поперечнике) недавно прикрепившихся к субстрату. Вероятно, для этой части рифа характерно развитие поздней стадии сукцессии, на которой могут формироваться моноспецифичные поселения кораллов на большой площади (Hubbard, 1974; Pichon, 1974; Sheppard, 1982; Latypov, 1995).

Эрозионные процессы вдоль береговой линии города и порта Нячанг и интенсификация марикультурных хозяйств во многих бухтах ближайших островов сильно повышают седиментационные потоки и эвтрофикацию вод

залива Нячанг (An et al., 2000; Huan, Hoang Son, 2000). Рост количества макрочастиц различного происхождения увеличивает мутность осадка, сокращает фотосинтетические возможности рифообразующих кораллов и прочих бентосных организмов, а так же, скорее всего, будет способен изменять их другие физические и биологические процессы (Rogers, 1990; Soong, Chen, 2003). Связь между уменьшением видового богатства кораллов, степени покрытия субстрата, меньшими темпами роста и увеличением количества осадка показана во многих работах (Cortes, Risk, 1985; Tomascik, Sander, 1987a, b; Sakai, Nishihira, 1991; Andres, Witman, 1995). Вместе с тем, в таких условиях отмечено увеличение степени покрытия субстрата макрофитами (Sebens, 1994; Wilkinson, Buddemeier, 1994; Dai, 1996). Неочищенные сточные воды и отходы от марикультурных хозяйств приносят в виде растворенных и нерастворенных мелких частиц питательную субстанцию и ядовитые материалы в толщу вод и в донные осадки (Pastorok, Bilyard, 1985).

Различия, обнаруженные в изменении коралловых сообществ рифов островов Мью и Мун, служат очевидным примером дифференцированного антропогенного влияния. Рифы острова Мью находятся в непосредственной близости к городу и порту Нячанг. Остров Мун более удален от города, его рифы находятся в заповедной охраняемой зоне, а немногочисленное население состоит только из представителей кордона и администрации заповедной зоны. Прозрачность вод у острова Мью и интенсивность водообмена над коралловыми поселениями и 1.48 раза меньше, чем у острова Мун. В тоже время седиментационный поток за сутки в 1.3 раза больше (см. рис.3).

Большая степень антропогенного воздействия вызывает рост эвтрофикации толщи вод, омывающих остров Мью и усиление заиленности субстрата вокруг него. Как следствие этих изменений степень покрытия субстрата кораллами снижается и растет покрытие макрофитами (см. рис. 71). Происходит сокращение разнообразия рифообразующих кораллов и сопутствующих им массовых видов

макробентоса (рис. 72) . Как вероятное следствие высокого содержания осаждающейся в этом районе взвеси можно рассматривать замещение акропор, доминировавших ранее на рифах острова Мью, на тонковетвистых монтипор, вероятно, более устойчивых к заилению.

На рифах острова Мун также происходят изменения, аналогичные тем, что отмечаются на многих рифах во всем мире. В первую очередь, это касается отбеливания и гибели некоторых видов кораллов. Но в большей степени там прослеживаются обычные сукцессионные процессы, характерные для развития рифовых сообществ. На этих рифах не выявлено заметных изменений в составе и структуре сообщества. Отмечено развитие новых поселений фунгиид, в том числе молодых кораллов, недавно поселившихся в результате оседания личинок.

Уровень физических и биологических воздействий, вызывающих изменения состава и структуры коралловых сообществ проанализирован во многих десятках работ, которые здесь нет необходимости цитировать. При этом ясно демонстрировалось, что состояние коралловых рифов в глобальном масштабе заметно ухудшается. В настоящее время важно определиться с тем, что мы пробуем сохранить: разнообразие кораллов на конкретном рифе, его рыбные ресурсы, или экосистему в целом. Изменения могут происходить на уровне особи, популяции, экосистемы и ландшафта. Воздействия, затрагивающие эти уровни, бывают кратковременными и долговременными. Кратковременные изменения могут затенять долговременные. Только долгосрочный мониторинг, учитывающий разовые, кратковременные и долговременные природные и антропогенные воздействия, позволит оценить стабильность сообществ кораллового рифа и идентифицировать тенденцию и причины происходящих изменений.

7.3. Естественное и искусственное восстановление рифа

Технический прогресс приводит к тому, что человечество приобретает все большую власть над природой. Но пока, к сожалению, используя эту власть, человек чаще всего не предвидит конечных последствий и делает непригодным для пользования все большее количество природных ресурсов. Лишь безвозвратно испортив что-либо, мы через некоторое время, когда уже безнадежно поздно, спохватываемся и начинаем ценить утраченное. Вполне естественно, что нас интересуют вопросы: навсегда и окончательно ли погибли "освоенные" человечеством участки сухопутных и подводных ландшафтов, происходит ли их природная регенерация, и если происходит, то насколько полно и быстро. Убедившись в насущной необходимости восстановления некогда уничтоженных частей биосферы, мы безусловно должны принять энергичные меры. Для этого требуются соответствующие мероприятия, основанные на научных рекомендациях. Прежде всего, необходимо выяснить, насколько рассматриваемая нами и намеченная к восстановлению (или воссозданию) экосистема приспособлена к регенеративным процессам, насколько обычны для нее разрушения и велика способность противостоять им, выработавшаяся в процессе органической эволюции.

Треть коралловых рифов на планете достигли критической точки в своем существовании и всего 40 % рифов, находящихся вблизи населенных зон считаются устойчивыми (Gout et al., 1997). Как было отмечено выше, человеческая деятельность и главное - осаждение терригенных материалов основная причина повреждения рифов на мировом уровне. Возникает проблема сохранения и восстановления коралловых поселений, в частности, и рифов, в целом.

Известно, что кораллы относятся к клональным организмам, то есть способным размножаться асексуально. Также известна способность всех кишечнополостных к регенерации – восстановлению поврежденных частей организма и более того, к регенерации отторженных частей колонии до формы

целой колонии «хозяина». Примеры регенерации прототипов современных рифов известны из истории формирования коралловых сообществ в ордовикском и силурийском времени (рис. 73), т. е. более 400 миллионов лет назад (Преображенский, Латыпов, 1980).

Естественное восстановление - один из возможных подходов регенерации рифовой экосистемы (Edwards, Clark, 1998). Однако степень естественного восстановления кораллов часто имеет очень изменчивый характер, а процесс может занимать до нескольких десятков лет даже при благоприятных условиях (Wallace, 1985; Gleason 1996; Connell et al. 1997). Размножение за счет планул, с одной стороны, обеспечивает потенциально высокую плотность поселения молодых кораллов, с другой - планулы селятся недалеко от родителей в ограниченном районе. Показано, что большая часть субстрата, подходящая для оседания личинок, остается незаселенной кораллами и затем оккупируется водорослями (Harrison, Wallace, 1990; Dustan, Johnson, 1998; Hughes et al., 1999). В результате новые коралловые поселения часто отличаются низким видовым разнообразием (Harriott, Banks, 1995; Smith, 1997). В таких условиях поврежденному рифу может потребоваться довольно много времени, чтобы восстановить его первоначальное (оригинальное) разнообразие. Кроме этого, при личиночном восстановлении кораллов отмечается высокая смертность и их медленные темпы роста (Sato, 1985). Например, в южном Тайване меньше, чем 5% кораллов пережили 22 месяца, а некоторые из тех, которые выжили, были все еще меньше 1 см в диаметре (Soong, неопубликованные данные).

В качестве второго подхода можно рассматривать трансплантацию целых колоний кораллов в районах, где масштаб разрушений небольшой, а твердый субстрат все еще доступен (Maragos, 1974b; Hudson, Diaz 1988; Munoz-Chagin, 1997). Увеличить степень восстановления рифа может также обеспечение новыми колониями участков, свободных от поселений кораллов (Richmond, Hunter, 1990), если брать колонии готовыми к скорому выбросу гамет. Однако при

использовании этого способа наибольшую сложность представляет фиксация колоний. И, к сожалению, это слишком затратная процедура (Kaly, 1995). Обязательной предпосылкой для такой пересадки колоний должен быть адекватный источник живых кораллов с достаточным количеством трансплантатов. При этом необходимо обеспечить сохранность донорских участков. По очевидным причинам этот подход может быть реально применен только в тех случаях, когда необходима реконструкция рифа небольшого масштаба.

Третий подход, - трансплантация фрагментов коралла - является наиболее реальным (Alcala et al., 1982; Oren и Benayahu 1997; Guzman 1999). Поскольку кораллы являются модульными организмами, маленькие части кораллов имеют такую же способность роста, как и целые колонии (Connell 1973; Birkeland et al., 1979). При благоприятных условиях фрагменты могут выжить, снова прикрепиться к субстрату, восстановиться до первоначальной формы и затем воспроизводиться сексуально. Фрагментация также потенциально позволяет видам и колониям расширять их распределение и изобилие в местном масштабе, производя путаницу смежных клонов (Jokiel et al., 1983; Hunter, 1993). Живые фрагменты коралла могут двигаться пассивно до десятков метров, в соответствии с их размерами и водным движением (Heyward, Collins, 1985; Dollar, Tribble, 1993). Кроме того, фрагментация может позволить осуществить колонизацию такой среды обитания, где личинки неспособны осесть. Таким примером служат песчаные участки в периферии коралловых рифов (Highsmith, 1980; Bothwell, 1981; Sakai et al., 1986; Latypov, 1995). Фрагменты, с большей вероятностью, чем личинки, могут выжить в условиях рыхлых (подвижных) грунтов, благодаря их большим размерам и возвышению над субстратом. Таким образом, они становятся очень важным геологическим фактором в расширении площади рифа и увеличении мощности его рифогенных отложений (Gilmore, Hall, 1976; Highsmith, 1980; Латыпов, 2000, 2003).

Для некоторых кораллов фрагментация, скорее всего, является преобладающим механизмом, позволяющим поддерживать локальные размеры поселения (Highsmith, 1982; Hughes, 1985; Wallace, 1985). Например, кораллы *Acropora cervicornis* и *A. palmata* обильно распространены на многих мелких рифах в Карибском море, несмотря на низкий уровень личиночного оседания. Это объясняется тем, что их неприкрепленные колонии за счет быстрого роста и фрагментации пассивно расселяются «перекатыванием» в ходе обычных штормов. Примерно то же самое наблюдается на песчаном грунте на рифах Сиамского залива с *Acropora formosa*. Эти кораллы довольно успешно расселяются благодаря фрагментации колоний. Они формируют моноспецифичные поселения в определенных зонах рифов в основном за счет неприкрепленных форм колоний (Gilmore, Hall, 1976; Tunnicliffe, 1981; Jackson, Hughes, 1985; Sakai et al., 1986).

Таким образом, воспроизводство коралловых поселений за счет фрагментации колоний представляется наиболее вероятным. Однако прежде чем вмешиваться в экосистему рифа с целью его искусственного восстановления, необходимо оценить все вероятные критические ситуации этого метода. Следовательно, необходимо экспериментально определить лучшие процедуры, которые позволят при наименьшем использовании количества живых колоний получить наибольшее число прижившихся пересаженных фрагментов. Другими словами, необходимо выяснить, как получить меньше жертв за счет смертности и низких темпов роста колоний, пересаженных целиком или частично в виде их фрагментов.

7.3.1. Трансплантация и выращивание фрагментов колоний различных видов склерактиний

Развернувшееся по всему вьетнамскому побережью и на островах интенсивное строительство, быстрое развитие марикультурных хозяйств привели

к росту седиментационных потоков и эвтрофикации вод заливов и бухт (An et al., 2000; Vo et al., 2002). Как следствие этих процессов сокращается степень покрытия субстрата кораллами до 20-40% и растет покрытие макрофитами до 60-80%. Наблюдается сокращение площади рифов в целом (Латыпов, 2006).

Вьетнамские власти на различных уровнях предпринимают меры по сохранению коралловых рифов, объявляя заповедными отдельные рифы и целые острова в различных районах Вьетнама. Вместе с тем они озабочены проблемой искусственного восстановления рифов и предпринимают меры для проведения исследования этой темы и ее практической реализации.

Имеется достаточно много публикаций, посвященных трансплантации и выращиванию фрагментов кораллов. В них рассматривались различные методические, физические и биологические аспекты, используемые при культивировании кораллов (Yap, Gomes, 1984; Cox, 1992; Edwards, Clark, 1998; Lirman, 2000; Bruckner, Bruckner, 2001; Soong, Chen, 2003). Большинство исследователей склоняются к мнению, что основное внимание нужно уделять размерам фрагментов, сезону их трансплантации, ориентации в месте пересадки и в отношении к субстрату. Особенно важным это считается для восстановления репродуктивной возможности у восстановленных из фрагментов новых колоний (Rinkevich, Loya, 1989; Hayashibara et al., 1993; Zakai et al., 2000; Okubo et al., 2005). Принимая во внимание существующий положительный опыт культивирования фрагментов, в работе по искусственному выращиванию кораллов во Вьетнаме основное внимание уделялось изучению эффекта видовой принадлежности при трансплантации фрагментов кораллов двух родов *Acropora* и *Porites*, принадлежащих к различным семействам Acroporidae и Poritidae.

При исследовании и в эксперименте были использованы склерактинии 8 видов: *Acropora elseyi*, *A. formosa*, *A. palifera*, *A. microphthalma*, *A. valenciennesi*, *A. vaughani*, *Porites cylindrica* и *P. nigrescens* - самых обычных среди акропорид и поритид, но играющих важную роль в рифовых сообществах Индийского и

Тихого океанов, включая вьетнамский регион (Латыпов, 1994; Veron, 2000).

Исследования проводились на склоне рифа о-ва Мун в заливе Нячанг (Приложение 2). Экспериментальная установка была расположена на удалении от влияния вод открытого моря. Эта часть рифа защищена от сильного волнения с юга гористым рельефом острова Мун, а от северных ветров и волнения закрыта большим островом Че. Достаточное поступление света на участке установки, необходимое для зооксантельных кораллов, подтверждалось наличием естественного рифа в этом месте глубже 12 м. Мутность вод и интенсивность отложения осадка у этого острова были относительно низкими по сравнению с другими участками. Прозрачность вод у острова Мун и интенсивность водообмена в поселениях кораллов была в 1.48 раза больше, чем у других островов, наиболее близких к побережью. В то же самое время поток отложения осадка в течение дня у прибрежных островов в 1.3 раза больше и составляет от 14.95 до 25.32 г/м² (сутки). Годовая соленость держалась в пределах от 31.5 до 33.4 ‰ на поверхности и 31.0 – 34.4 ‰ - в придонном слое (An et al., 2000).

Для исследования были взяты 35 фрагментов кораллов от от периферической десяти донорских колоний размером 1-1.5 м в высоту и 2.5 - 4 м в поперечнике. Донорские колонии находились на глубине 2 – 3 м, исключая колонии *A. palifera*, которые были взяты с глубины 11 м. Трансплантаты имели от 2 до 17 ветвей. Фрагменты были измерены штангенциркулем и сгруппированы в три размерные группы: маленькие (4 ± 0.05 см, 7 ± 0.06 см), средние ($11-12 \pm 0.09$ см) и большие ($20 - 21 \pm 0.41$ см).

Исследовался эффект четырех факторов, которые могут влиять на выживаемость и темпы роста: (1) видовая принадлежность, (2) ориентация при прикреплении, (3) сезон трансплантации, (4) размеры фрагментов. Фрагменты кораллов были прикреплены к раме установки вертикально, горизонтально и растущим дистальным концом вниз. Участки трансплантации располагались на расстоянии 20–50 м от донорских колоний на глубине 6-7 м. Каркасы установок,

смонтированные 8 октября 2003 (2 x 1 м) были железные, а 21 мая 2004 (2 x 2 м) - пластмассовые. Они были подняты вертикальными опорами на 30-40 см над дном для препятствования засыпания экспериментальных фрагментов осадком (рис. 74). Фрагменты кораллов прикреплялись к горизонтальным прутьям установок медным проводом в пластмассовой оплетке (рис. 75), чтобы избежать нападения ползающих хищников, типа *Drupella rugosa*. Живые фрагменты *Acropora* и *Porites* были взяты от здоровых колоний с использованием щипцов. Их собирали в отдельные пластмассовые пакеты и транспортировали к экспериментальной установке с использованием автономного водолазного снаряжения. У фрагментов *A. palifera*, *A. valenciennesi*, *P. cylindrica* и *A. formosa* были искусственно повреждены (отрезаны щипцами) по одной - три ветви. При проведении эксперимента были выявлены различные факторы, влияющие на выращивание фрагментов кораллов в естественных условиях рифа.

Эффект общего выживания

Все выжившие трансплантированные фрагменты восстановились и сформировали новые ветвления. Их искусственно поврежденные ветви были также успешно восстановлены. Около 60 % фрагментов сформировали базальные прикрепления в течение 6-8 месяцев на горизонтальных прутьях установки, используя их в качестве субстрата. Три фрагмента, имевшие размер 100-110 мм, погибли не восстановленными. Один погибший фрагмент *A. microphthalma*, который был пересажен в октябре 2003 г., примкнул больше чем на 75 % его длины к металлической рамке установки. Два других фрагмента - *A. vaughani*, пересаженные в мае 2004 г., могли быть повреждены гастроподой *Drupella rugosa*, которая встречалась на прутьях установки. Две раковины этого моллюска, занятого раками-отшельниками, были сняты с одного успешно восстановленного фрагмента *A. valenciennesi*. В целом норма выживания фрагментов составляла 100 - 60 %. Она зависела от видовой принадлежности, размера фрагментов и продолжительности эксперимента (рис. 76). Существенной связи между нормой

выживания фрагментов, их ориентацией и сезоном трансплантации не выявлено. Все фрагменты *A. palifera*, ориентированные вертикально, горизонтально и верхней растущей частью вниз, имели 100% выживание. Фрагменты *P. cylindrica* и *P. nigrescens* также имели 100% выживание, которое не зависело от их размеров и ориентации при пересадке. В целом 25-40 % фрагментов среднего размера погибли в течение 4-8 месяцев. Фрагменты видов *A. microphthalma* и *A. vauhani* маленького и среднего размеров имели наименьшую норму выживания.

Эффект формирования новых ветвлений

Новые ветвления и их зародыши формировались на поверхностях всех выживших видов кораллов в пределах 2-2.5 месяцев после трансплантации, включая нижние поврежденные поверхности, по которым фрагменты были отрезаны от донорских колоний. От 3 до 60 новых ветвлений выросло у фрагментов различных видов в течение 12-18 месяцев (табл. 1). У всех фрагментов *A. palifera* сформировалось по 3 новых ветвления. У фрагментов *A. valenciennesi* и *A. microphthalma* выросло по 15 – 40 ветвей в течение 18 месяцев. Больше количество новых ветвей выросло у фрагментов *A. formosa* и *P. cylindrica* большого размера – 45 и 60 соответственно. Самое большое число новых ветвлений сформировалось у большеразмерных фрагментов видов *A. elseyi* и *P. cylindrica* – 71 и 60 соответственно. Оба фрагмента были ориентированы в прижизненном вертикальном положении и в последствии прикрепились к прутьям установки. Очевидная корреляция между ориентацией фрагментов и количеством новых ветвлений не выявлена. Все фрагменты *A. palifera*, различно ориентированные, имели одинаковое количество новых ветвлений. Фрагменты ветвистых кораллов *A. formosa*, *A. valenciennesi*, *A. microphthalma* и *A. elseyi* формировали в целом больше новых ветвей, так как их донорские колонии характеризуются хорошо развитой густой ветвистостью. Самое большое количество новых ветвей и субветвей сформировали очень ветвистые фрагменты акропоры *A. elseyi* с многочисленными ветвлениям нескольких размерных

уровней. На каждом из этих пересаженных фрагментов сформировалось по 5 - 9 новых основных ветвлений и 24-32 ветви различных уровней, отходящие от них. Необходимо подчеркнуть, что средний ежемесячный прирост донорских и новых ветвей большеразмерных фрагментов, трансплантированных в весенний период, был в 1.2 - 1.37 раза больше, чем в осенний. Это особенно характерно для фрагментов вида *P. cylindrica* (табл. 1).

Таблица 1. Прирост количества ветвей кораллов в зависимости от размера фрагментов и их видовой принадлежности после 12 и 18 месяцев экспериментов.

Фрагменты	Период наблюдений, месяцы	Сезон трансплантации	Ветви трансплантатов, шт.	Новые ветви, шт.	Новые ветви, на срезанном конце
<i>A. palifera</i> , дистальный конец вверх	18	Октябрь	2	5	1
<i>A. palifera</i> , дистальный конец вниз*	18	Октябрь	4	7	1
<i>A. palifera</i> , горизонтально*	18	Октябрь	2	5	1
<i>A. formosa</i> , дистальный конец вверх	12	Май	9	26	2
<i>A. formosa</i> , дистальный конец вниз*	12	Май	17	62	5
<i>A. formosa</i> , горизонтально	12	Май	9	29	2
<i>A. valenciennesi</i> , дистальный конец вверх	18	Октябрь	5	47	3
<i>A. valenciennesi</i> , горизонтально	18	Октябрь	7	27	6
<i>A. microphthalma</i> , дистальный конец вверх	18	Октябрь	4	37	3
<i>A. elseyi</i> дистальный конец вверх*	12	Май	12	83	0
<i>P. cylindrica</i> , дистальный конец вверх*	12	Май	5	65	0
<i>P. cylindrica</i> , дистальный конец вверх*	18	Октябрь	5	48	0
<i>P. nigrescens</i> , дистальный конец вверх*	12	Май	7	18	1

*фрагменты прикрепившиеся к установке.

Эффект линейного роста

Линейный рост фрагментов различных видов составлял 70 - 160 мм. Этот параметр зависел от видовой принадлежности трансплантатов, размера фрагментов и сезона их трансплантации. Морфологически различные фрагменты *A. palifera*, *P. cylindrica* и *A. valenciennesi* отличались различными параметрами роста. Более разветвленные фрагменты последнего вида по сравнению с двумя первыми имели более высокие линейные параметры роста (рис. 77, 78). Большеразмерные фрагменты вырастали в 1.3- 1.5 раза длиннее, чем фрагменты среднего размера тех же самых видов (рис. 78, 79; табл. 2). Увеличение времени культивирования трансплантатов от 1 до 1.5 лет увеличивало их рост в 1.2 - 1.4 раза.

Таблица 2. Линейный прирост (мм) фрагментов кораллов в зависимости от их размеров и видовой принадлежности после 12 и 18 месяцев экспериментов.

Виды	Период наблюден ия, месяцы	Длина ветви трансплантат ов, мм	Финальны й размер, мм
<i>A. palifera</i>	18	40	120
<i>A. palifera</i>	18	70	140
<i>A. valenciennes</i> <i>i</i>	18	40	120
<i>A. valenciennes</i> <i>i</i>	18	70	200
<i>P. cylindrica</i>	18	40	110
<i>P. cylindrica</i>	18	70	170
<i>A. formosa</i>	12	120	240
<i>A. formosa</i>	12	220	320
<i>A. elseyi</i>	12	140	242
<i>A. elseyi</i>	12	210	370

Полученные результаты показывают, что трансплантация фрагментов ветвистых колоний на искусственной установке, поднятой над дном, эффективна в естественных условиях склона рифа. Фрагменты с множеством начальных ветвлений формировали больше новых ветвлений, расположенных так же, как в донорской колонии. Они имели большую поверхность живой ткани полипов на

единицу общей длины фрагментов. Их способность получать энергию, фотосинтезом или захватывая пищевые частицы, потенциально выше, чем маленьких фрагментов, которые имеют намного меньшую поверхность (Connell, 1973; Gladfelter 1983; Soong, Chen, 2003). Довольно высокие темпы роста фрагментов всех видов, вероятно, связаны с их переселением в новую, хорошо освещенную и менее переполненную другим макробентосом окружающую среду. Также важно, что установка была поднята на 30-40 см над илистым дном, поскольку отложение илистого осадка часто ограничивает рост коралла и даже приводит к его гибели (Yap, Gomez 1985; Nagelkerken et al., 2000; Okubo et al., 2005).

Фрагменты большого размера имели более высокие темпы роста и уровень выживания у всех исследованных видов. У них формировалось самое большое количество новых ветвлений и их зародышей, и они имели большие размеры вновь выросших колоний. Это согласуется с принятым мнением, что размеры регенерирующих колоний наследуют размеры фрагментов (Szmant-Froelich, 1985; Bowden-Kerby 1997; Smith, Hughes, 1999; Soong, Chen, 2003). Большой размер колоний кораллов, восстановленных из фрагментов, может способствовать их более успешной репродуктивной способности. Процент нерестящихся колоний из пересаженных фрагментов зависел от их размера (Okubo et al., 2005).

Рост кораллов из фрагментов - важный естественный процесс, по крайней мере, у кораллов с ветвистыми формами колоний. Естественные фрагменты сначала заякориваются на дне, более или менее случайно, затем прикрепляются к субстрату регенерацией и расширением мягких тканей и скелета (Преображенский, Латыпов, 1980; Highsmith, 1982; Heyward, Collins, 1985; Hughes, 1985; Wallace, 1985;). Полученные результаты подтверждают высказывание Х. Окубо с соавторами (Okubo et al., 2005), что прикрепление фрагментов к субстрату является, без сомнения, важным фактором в успехе долгосрочного процесса трансплантации. Все пережившие пересадку фрагменты *Acropora* и

Porites в нашем эксперименте приросли к проводу, которым они были прикреплены к каркасу установки. Две трети фрагментов прикрепились к горизонтальным прутьям установки и обросли их базальной частью своих оснований (рис. 78а, в, е). Высокая степень текущего прикрепления к искусственному субстрату трансплантированных фрагментов может свидетельствовать о хорошем состоянии регенерировавших колоний.

Результаты проведенного эксперимента выявили существование определенных преимуществ в росте трансплантатов в зависимости от их видоспецифичности. В ряду кораллов - *A. palifera*, *A. formosa*, *A. microphthalma*, *A. valenciennesi*, *A. elseyi* – отчетливо прослеживается усложнение колониальности. *A. palifera* имеет колонии в виде толстых корковых пластин с колоннообразными ветвлениями без осевых кораллитов, *A. formosa* – древовидные колонии с длинными цилиндрическими ветвями, *A. microphthalma* и *A. valenciennesi* - древовидные колонии обычно щитковидные или в форме чаши. Кустообразные колонии *A. elseyi* имеют самую сложную форму с многочисленными ершикоподобными ветвлениями с небольшими веточками нескольких более мелких уровней. Большое количество ветвей различных уровней, осевых и радиальных кораллитов на них, которые имеют донорские колонии и их фрагменты, обеспечивают более быстрый и успешный рост новых колоний (табл. 1, рис. 77-79).

Различные мнения существуют относительно роли осевых кораллитов при регенерации фрагментов. Эксперименты на фрагментах *Acropora pulchra* без осевых полипов показали (Soong, Chen, 2003), что ориентация дистальных или проксимальных концов ветвей в оригинальной колонии не давала никакого существенного преимущества в формировании новых осевых полипов. По мнению Дж. Оливера (Oliver, 1984), осевой полип может быть недоразвитым, напоминая радиальный полип у ветвистых колоний *A. formosa*. Такие ветви (без осевого

полипа) имеют более низкие нормы скелетного расширения, чем другие с наличием осевого полипа на верхушках ветвей. Предполагается, что в таком случае ресурсы, предназначенные для регенерации колонии, ограничены (Meesters, Bak 1995; Hall 1997; Rinkevich, 1997), и это вполне может быть одним из факторов, влияющим на развитие и местоположение нового осевого полипа. Другими словами, не все части фрагментов имеют способность формировать новые осевые полипы.

Однако эксперимент на вьетнамских рифах показал, что рост новых осевых и радиальных кораллитов у трансплантатов и их морфология, соответствуют таковым у донорских колоний, и они видоспецифичны. Это также типично для проксимальных поврежденных концов фрагментов (рис. 78и-л). Искусственные повреждения могут обусловить рост осевых и радиальных полипов, а их рост происходит так же, как в планулах *Acropora* после оседания и прикрепления к субстрату.

7.3.2. Перспектива восстановления и будущее рифов

Таким образом, проведенные исследования выявили, что успех выращивания фрагментов кораллов в естественных условиях рифа зависит от различных факторов. Определяющими из них были видовая принадлежность и размер фрагмента. Довольно высокие темпы роста фрагментов всех видов были, вероятно, связаны с их перемещением в хорошо освещенную и менее переполненную другим макробентосом среду обитания. Учитывая эти факторы, большое количество кораллов акропорид и поритид может быть произведено в пределах рационального периода времени и площади рифа. Эти материалы могут использоваться для восстановления естественных поселений кораллов или для выращивания кораллов, удовлетворяя таким образом, рыночные потребности коллекционеров в живых кораллах и их колониях, что, очевидно, уменьшило бы

действие на естественные рифы.

Во многих странах используются различные конструкции для воссоздания рифов и их сообществ. На рифах в Индопацифике и Атлантике прочно вошел в использование термин и конструкция Reef Ball (шары рифа, рис. 80). Reef Ball – “искусственный риф”, предназначен восстанавливать больные коралловые рифы, создавать новые участки для привлечения рыбы и подводного плавания. Шары рифа используются также для защиты пляжа. Это единственный искусственный риф, который может буксироваться позади лодки любого размера. Они разработаны, чтобы имитировать естественные рифовые системы, создавая среду обитания для рыбы и других морских обитателей. Как на самих шарах, так и вокруг них формируются различные сообщества: водорослевые, устричные моноспецифичные и поливидовые коралловые. К шарам прикрепляются рифообразующие кораллы. Их можно использовать как субстрат для фрагментов кораллов и для многих других целей при восстановлении и использовании рифовых экосистем.

Другой основной метод, используемый при искусственном выращивании кораллов, можно назвать черенкованием. При этом способе фрагменты, взятые от целых, здоровых колоний, закрепляют в искусственный субстрат (гипс, бетон, различные водостойкие клеи и смолы, которые быстро застывают) и затем высаживают их на рифе. Подготовленные таким образом фрагменты колоний высаживают на риф в специально подготовленные сетки, в отверстия рифовых шаров или полусферических проволочных или пластиковых конструкций. На восстанавливаемом рифе фиксируется необходимое количество черенков на определенной площади (как правило, 4-5 м²) с помощью металлических или нейлоновых лент или прутьев. На Филиппинах таким способом выращивают кораллы для изготовления сувениров. А на рифах Индонезии успешно восстанавливаются поселения кораллов после известного губительного цунами в декабре 2004 года, которое полностью уничтожило многие рифы Индонезии и

Таиланда (рис. 80).

В разведении кораллов нет ничего невероятного. Оно может осуществляться как в аквариуме городской квартиры, так и в естественной среде, различными методами и в больших, и маленьких объемах. В мире уже используется более чем 500 000 конструкций Reef Balls. На многих из них формируются новые рифовые сообщества, образуются скопления рыб, растут новые колонии кораллов. Вместе с тем, это одно из средств укрепления прибрежных и пляжных зон. Искусственные рифы служат экономической поддержкой местным жителям, обеспечивая их работой. Создаются местные хозяйства марикультуры, где обучают водолазов манипуляциям с черенкованием кораллов, разведению кораллов и других животных. В конечном счете, следует надеяться на восстановление рифовой экосистемы как в экологическом, так и в экономическом смыслах.

Возникла настоятельная потребность создания новых и расширения существующих морских парков, в которых фауна и флора должны быть полностью защищены и находиться под контролем групп ученых, способных выявлять происходящие изменения в составе и структуре сообщества кораллового рифа, вызванные человеческими действиями.

Основная стратегия деятельности государственных учреждений должна быть направлена на охрану ресурсов рифов. Она, по мнению ученых, должна состоять, с одной стороны, в регламентации хозяйственной деятельности, и с другой - в широком разъяснении местному населению, рыбакам и туристам реальной угрозы гибели рифов и деградации их ресурсов, чтобы привить им сознательное и бережное отношение к рифам как национальному и общечеловеческому достоянию. Опыт показывает, что никакие запретительные меры без широкой разъяснительной работы и заботы самих жителей о своем богатстве не оказывают эффективного воздействия на охрану и рациональное использование.

Многовековой опыт Полинезии, рифы которых были поделены между отдельными семьями и кланами и никогда не испытывали переломов, показывает, что поддержание стабильного состояния экосистемы рифа местным населением - одна из важнейших задач его сохранения и восстановления. Такой эффект разумной эксплуатации был достигнут сочетанием закона (раздел участков) и сознательного отношения к ресурсам со стороны пользователей. Древние традиции сохранились на Фиджи, Палау, на островах Японии, Новой Гвинеи и Индонезии. Эти туземные правила регулирования рыболовства уже включают основные элементы научно обоснованной регламентации промысла на шельфе умеренных вод. В них предусмотрены ограничения вылова, запреты лова в сезон икрометания, сохранение неэксплуатируемых участков. В настоящее время делаются попытки разработки новой, более обоснованной стратегии регулирования промысла и охраны ресурсов рифа с привлечением новейших знаний и модельных исследований. На основе анализа пищевых потребностей основных компонентов и руководящих видов в составе экосистемы определяются возможные величины элиминации рыб за счет выедания их хищниками и за счет вылова. Это открывает путь для обоснованных оценок размеров промысла, определяя таким образом роль человека как доминирующего хищника в экосистеме рифа.

Развитые и развивающиеся страны в определении своей стратегии охраны рифов и регламентации на них рыболовства исходят из задач сохранения их как элемента природного комплекса, как части национального богатства и общечеловеческого достояния с целью эксплуатации, прежде всего, их туристического потенциала и во вторую очередь - их рыбных ресурсов. Поскольку уже сейчас очевидно, что любое сколько-нибудь масштабное рыболовство на рифах приводит к дестабилизации экосистемы и подрыву их привлекательности, то стоит задуматься о запрете рыболовства в охраняемых зонах. Исключить совсем использование ресурсов рифа невозможно, поэтому одним из основных

направлений практической деятельности, направленных на сохранение ресурсов, является организация морских заповедников и национальных парков.

В таких зонах могут быть строго охраняемые участки под полным запретом всякой деятельности, участки для научных исследований и туристических целей и участки ограниченной хозяйственной деятельности. Удачной оказалась организация морских парков и заповедников на Большом барьерном рифе Австралии и на некоторых островах во Вьетнаме. Администрация этих парков реализовала зональный план, регламентирующий все виды хозяйственной, рекреационной и строительной деятельности. Теперь даже для научных исследований в любом месте рифов требуется специальное разрешение.

Все это не замедлило сказаться на состоянии рифов, даже, несмотря на известное нападение акантастеров на рифы Австралии и все возрастающий наплыв туристов и дайверов со всего мира на некоторые рифы Южного Вьетнама, поскольку после цунами 2004 года посещение популярных рифов Таиланда и Индонезии стало невозможным.

Следует отметить, что вьетнамская общественность и официальные власти реально оценивают опасность, грозящую коралловым рифам. Почти половина из 27 прибрежных провинций во Вьетнаме имеет коралловые рифы с различным видовым разнообразием кораллов и сопутствующими им обитателями. На правительственном уровне предпринимаются активные действия для разработки и утверждения законодательных документов в отношении защиты и сохранения кораллов и других акваресурсов. Контроль и выполнение при этом возлагаются на провинциальные власти. Последние в свою очередь разрабатывают положения и руководства по эксплуатации коралловых рифов, добыче и транспортировке кораллов для получения извести, ведению марикультурных хозяйств, установлению защитных зон на рифах и т. д. Не менее важно то, что некоторые местные власти активно сотрудничают с Международными природоохранными организациями и научными центрами для разработки мер и их выполнения по

эффективной защите биоразнообразия кораллов.

Хочется быть уверенным в возможности человеческого разума, способного решить проблемы не только сохранения коралловых рифов. Первое и самое главное, что нужно предпринять, - немедленно пересмотреть подходы к эксплуатации ресурсов океана. Во многих регионах уже сейчас необходим полный отказ от морского промысла и переориентация экономики на более прибыльную сферу - туризм. Создание природосберегающих технологий, широкой сети заповедных и национальных парков, искусственных рифов должно сохранить и восстановить биоразнообразие на коралловых рифах. Мы навредили рифам. Мы должны понять, что без нашей помощи они не справятся. Экосистема рифа может откликнуться на активные спасательные действия человека только положительно и будет приносить пользу и радость познания всем будущим поколениям.

Литература

- Алексеев М.Н.* Антропоген Восточной Азии. М.: Наука. 1978. 205 с.
- Атлас океанов. Тихий океан. М.: Гл. упр. навиг. океаногр. Мин-ва обороны СССР. 1974. 302 с.
- Голиков А.Н., Краснов Е.В., Москалев Л.И., Наумов Д.В.* Сравнительно-экологический анализ некоторых биоценозов верхних отделов островных шельфов в тропических водах западной части Тихого океана // *Океанология*. 1973. Т. 13, вып.1. С. 158-172.
- Гурьянова Е. Ф.* Морская экологическая экспедиция на остров Хайнань // *Вестн. АН СССР*. 1959. № 2. С. 89-92.
- Гурьянова Е. Ф.* Фауна Тонкинского залива и условия ее обитания // *Фауна Тонкинского залива и условия ее существования*. Л.: Наука. 1972. С. 22-146.
- Даутова Т.Н., Даутов С.Ш., Латыпов Ю.Я., Мощенко А.В.* Влияние придонных физических процессов на мелководные рифы архипелага Байтылонг (Тонкинский залив Южно-Китайского моря) // *Биол. моря*. 1999а. Т. 25, № 2. С. 104-106.
- Даутова Т.Н., Латыпов Ю.Я., Даутов С.Ш.* Состав и структура коралловых сообществ архипелага Байтылонг (Тонкинский залив Южно-Китайского моря) в различных экологических условиях // *Биол. моря*. 1999б. Т. 25, № 2. С.106-107.
- Долгих И.П., Шурунов А.Н.* Океанографические работы советско-вьетнамской экспедиции ТИНРО // *Океанология*. 1962. Т. 2, вып. 2. С. 368-371.
- Евсеев Г.А., Силина А.В.* Экология сверлящего моллюска *Lithophaga* // *Биология коралловых рифов*. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. С. 20-30.
- Евсеев Г.А., Чан Динь Нам.* Морфология и экология всверливающегося в живые кораллы двустворчатого моллюска *Litophaga nasuta* // *Биология прибрежных вод Вьетнама: Донные беспозвоночные южного Вьетнама*. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 25-38.

- Ерлов Н.Г.* Оптическая океанография. М: Мир. 1970. 224 с.
- Королук И.К., Михайлова М.В.* Этапность рифообразования // Фанерозойские рифы и кораллы. М.: Наука. 1986. С. 134-142.
- Латыпов Ю.Я.* Состав и распределение склерактиний на рифах провинции Фукхань (Южный Вьетнам) // Биол. моря. 1982. № 6. С. 5-12.
- Латыпов Ю. Я.* Склерактиниевые кораллы Южного Вьетнама // Биол. моря. 1987. № 5. С. 111-119.
- Латыпов Ю.Я.* Рифы и сообщества склерактиний острова Тху (Южный Вьетнам) // Биология прибрежных вод Вьетнама: Гидробиологические исследования литорали и сублиторали южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. С.11-19.
- Латыпов Ю.Я.* Кораллы склерактинии Вьетнама. Тамнастерииды, Астроценииды, Поциллопорида, Дендрофиллииды. М.: Наука. 1990. 80 с.
- Латыпов Ю.Я.* Кораллы склерактинии Вьетнама. Ч. П. Акропорида. М.: Наука. 1992а. 133 с.
- Латыпов Ю.Я.* Рифы и сообщества склерактинии западной части архипелага Байтылонг (Южно-Китайское море) // Биол. моря. 1992б. № 1-2. С. 17-26.
- Латыпов Ю. Я.* Бентосные сообщества коралловых рифов островов Кондао Южно-Китайского моря // Биол. моря. 1993. № 5-6. С. 40-53.
- Латыпов Ю.Я.* Видовой состав и распространение рифообразующих склерактиний Вьетнама // Биол. моря. 1994. Т. 20, № 3. С. 181-189.
- Латыпов Ю.Я.* Кораллы склерактинии Вьетнама. Часть III. Фавиида, Фунгиида // М.: Наука. 1995. 144 с.
- Латыпов Ю.Я.* Коралловые рифы Тонкинского залива // Вестн. ДВО РАН. 1997. № 2. С. 92-98.
- Латыпов Ю. Я.* Бентосные сообщества коралловых рифов острова Тхотю (Сиамский залив) Южно-Китайского моря // Биол. моря. 1999. Т. 25, № 3. С. 201-208.

- Латыпов Ю.Я.* Сообщества макробентоса на рифах архипелага Антхой Южно-Китайского моря // Биол. моря. 2000. Т. 26, № 1. С. 22-30.
- Латыпов Ю.Я.* Коралловые сообщества рифов центрального Вьетнама // Биол. моря. 2001. Т. 27, № 4. С. 238-241.
- Латыпов Ю.Я.* Рифообразующие кораллы и рифы Вьетнама. 1. Сиамский залив // Биол. моря. 2003а. Т. 29, № 3. С. 155-165.
- Латыпов Ю.Я.* Рифообразующие кораллы и рифы Вьетнама. 2. Тонкинский залив // Биол. моря. 2003б. Т. 29, № 4. С. 225-235.
- Латыпов Ю.Я.* Рифообразующие кораллы Вьетнама как часть рифовой экосистемы Индопацифики // Биол. моря. 2005. Т. 31, № 2. С. 75-81.
- Латыпов Ю.Я.* Изменение состава и структуры коралловых сообществ островов Мью и Мун залива Нячанг Южно-Китайского моря // Биол. моря. 2006. Т. 32, № 5. С. 326-332.
- Латыпов Ю.Я., Даутова Т.Н.* Кораллы склерактинии Вьетнама. Ч. IV. Поритиды, Дендрофиллииды. М.: Наука. 1996. 112 с.
- Латыпов Ю.Я., Малютин А.Н.* Новые сведения о распределении кораллов на рифах северной части Тонкинского залива // Биология морских беспозвоночных. Владивосток. 1990. С. 16-24.
- Лукин В.И., Фадеев В.И., Ростомов С.А., Нгуен Ван Чунг.* Сообщества макробентоса мягких грунтов лагуны Няфу (Южно-Китайское море) // Биология прибрежных вод Вьетнама: Гидробиологические исследования литорали и сублиторали южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. С. 87-110
- Малютин А.Н., Латыпов Ю.Я.* Распределение кораллов и биогеографическое районирование шельфа Вьетнама // Биол. моря. 1991. № 4. С. 26-35.
- Мощенко А.В.* О морфологии колоний гидрокоралла *Millepora platyphylla* (с замечаниями о таксономическом статусе некоторых миллепор Индопацифики) // Биология прибрежных вод Вьетнама: Донные

беспозвоночные южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 45-53.

Наумов Д.В., Пропп М.В., Рыбаков С.Н. Мир кораллов // Л.: Гидрометеиздат, 1985. 360 с.

Наумов Д.В., Янь Л.С., Хуан М. С. Главнейшие типы коралловых рифов острова Хайнань // *Oceanol. et limnol. Sinica*. 1960. V. 3, № 3. P. 157-176.

Новожилов А.В. Придонная турбулентность водного потока на рифах Индийского океана // Биология коралловых рифов. М.: Наука. 1980. С. 211-217.

Новожилов А.В. Гидрология коралловых рифов // Отчет 6-го рейса НИС «Александр Несмеянов» Океанографическая комисс. АН СССР. М. 1985.

Павлов Д.С., Смурое А.В., Ильяш Л.В., и др. Современное состояние коралловых рифов залива Нячанг (Южный Вьетнам) и возможные причины неблагополучия среды обитания склерактиний // Биол. моря. 2004. Т. 30, № 1. P. 60-67.

Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука. 1982. 157 с.

Преображенский Б.В. Современные рифы. М.: Наука. 1986. 244 с.

Преображенский Б.В., Латыпов Ю.Я. Регенерационные процессы в экосистеме коралловых рифов // Биология коралловых рифов. Морфология, систематика, экология. М.: Наука. 1980. С. 5-12.

Селин НИ. Распределение, структура поселений и рост *Arca ventricosa* (Mollusca: Bivalvia) в сублиторали островов Сиамского залива // Биология прибрежных вод Вьетнама: Донные беспозвоночные южного Вьетнама. Владивосток: ДВО АН СССР. 1989. С. 39-4.

Скарлато О. А., Голиков А.Н., Василенко С.К. и др. Состав, структура и распределение донных биоценозов в прибрежных водах залива Посьета (Японское море) // Биоценозы залива Посьета Японского моря. Л.: Наука. 1967. С. 5-61.

- Сорокин Ю.И.* Роль бактерий в продуктивности тропических вод океана // Функционирование сообществ пелагиали тропических вод. М.: Наука, 1971. С. 92-122.
- Сорокин Ю.И.* Вопросы продуктивности, трофологии и энергетического баланса экосистемы кораллового рифа // Биол. моря. 1986. № 6. С. 3-14.
- Сорокин Ю. И.* Экосистемы коралловых рифов. М.: Наука. 1990. 503 с.
- Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С.* Микрогетеротрофные организмы в прибрежных водах центрального Вьетнама // Биол. моря. 1984. № 4. С. 15-23.
- Сорокин Ю.И., Тяпкин В.С., Нгуен Так Ан.* Энергетическая взаимосвязь донных биоценозов кораллового рифа и прибрежных вод Южно-Китайского моря // Биол. моря. 1983. № 3. С. 29-38.
- Титлянов Э.А.* Зооксантеллы в герматипных кораллах: жизненная стратегия // Владивосток. Дальнаука. 1999. 64 с.
- Титлянов Э.А., Латыпов Ю.Я., Ермак В.Д.* Влияние света на распределение склерактинии в сублиторали островов Антхой, Тхотю (Сиамский залив) и Кондао (Южно-Китайское море) // Биология коралловых рифов. Фотосинтез рифостроящих кораллов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1988. С. 5-18.
- Хоменко Т.Н.* Распределение склерактинии поритид на рифах архипелага Байтылонг Тонкинского залива // Биол. моря. 1993. №3. С. 11-19.
- Alcala, A. C., E. D. Gomez, and L. C. Alcala.* Survival and growth of coral transplants in central Philippines // *Kalikasan Philippine Journal of Biology* 1982. V. 11, P. 136–147.
- An N.T.* Biological productivity of Vietnam marine waters // *Monography on Vietnam Seas. Sci. and Tech. Pub. Housing. Ha Noi.* 1994. P. 502-518.
- An N.T., Son V.D., Thu P.M., Huan N.H.* Tracing sediment transport and bed regime in Nha Trang Bay // *Coll. Mar. Res. Works.* 2000. V. 10. P. 63-69.
- Andres N. G., Witman J. D.* Trends in community structure on a Jamaican reef // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1995. V. 118. P. 305-310.
- Arx W.S.von.* The circulation system of Bikini and Rongelap Lagoon// *Trans. Amer.*

Geophys. Union. 1948. V. 29. P. 861-871.

Atkinson M.J., Smith S.V., Stroup E.D. Circulation in Enivetok atoll lagoon// Limnol. and Oceanogr. 1981. V. 26. P. 1074-1083.

Barnes, R. Invertebrate Zoology; Fifth Edition. 1987. Orlando, FL: Harcourt Brace Jovanovich, Inc. pp. 149-163.

Barnes R., Hughes R. An Introduction to Marine Ecology; Third Edition. 1999. Malden, MA: Blackwell Science, Inc. pp. 117-141.

Barther K.W. Lithophaga reef dwelling and cementing pelecypod // PCRS-2. 1981. Vol. 2. P. 649-659.

Benayahu Y. Faunistic composition and distribution of soft corals in Sinai // PCRC-5. 1985. Vol. 6. P. 255-260.

Benayahu Y., Loya Y. Space partitioning by stony corals, soft corals and benthic algae on the coral reefs of the northern Gulf of Eilat (Red Sea) // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1977. V. 30. P. 362-382.

Best M.B., Hoeksema B.W., Moka W. et al. Recent scleractinian corals species collected during the Snellius-II expedition in eastern Indonesia // Neth. J. Sea Res. 1989. V. 23, № 2. P. 107-115.

Birkeland, C., R. H. Randall, and G. Grimm. Three methods of coral transplantation for the purpose of re-establishing a coral community in the thermal effluent area of the Tanguisson Power Plant // Technical Report 60. University of Guam Marine Laboratory, Guam 1979..

Bonham K., Held E.E. Ecology holothurians at the Rongelap atoll // Pacif. Sci. 1963. V. 17. P. 305-314.

Bothwell, A.M., 1981. Fragmentation as a means of asexual reproduction and dispersal in coral genus *Acropora* (Scleractinia: Astrocoeniida: Acroporidae) - A preliminary report. Proc. 4th Int. Coral Reef Symp. 2, 137-144.

Bouchon C. Quantitative study of the scleractinian coral communities of a fringing reef of Reunion Island (Indian Ocean) // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1981. V. 1. P. 273-288.

Bowden-Kerby A. Coral transplantation in sheltered habitats using unattached fragments and cultured colonies // *Proc. 8th Int. Coral Reef Sym.* 2. 1997. P. 2063–2068.

Bradbury R.H., Loya Y., Reichelt R.E., Williams W. T. Patterns in the structural typology of benthic communities on two coral reefs of the central Great Barrier Reef // *Coral Reefs.* 1986.V. 4. P. 161-167.

Brinton E. Zooplankton abundance in the Gulf of Thailand and South China Sea // *Rept. Naga Exped.* 1959-1961. 1963. V. I. P. 53-58.

Bruckner A.W., Bruckner R.J. Condition of restored *Acropora palmata* fragments off Mona Island, Puerto Rico, two years after the Fortuna Reefer ship grounding // *Coral Reefs.* 2001. V. 20. P. 235–243.

Cheung C. Vietnam marine conservation // *Coastal management in tropical Asia.* 1994. V. 4. P. 21-23.

Chou L.M., Teo Y.H. An ecological study on the scleractinian corals of Pulau Salu Reef, Singapore // *Asian Mar. Biol.* 1985. V. 2. P. 11-20.

Colwell R. R. Biotechnology in the marine sciences // *Science.* 1983. V. 222, P. 19-24.

Connell J.H. Population ecology of reef building corals. In: Jones OA, Endean R (eds.) *Biology and geology of coral reefs.* Academic Press, London. 1973. P. 205-245.

Connell J. H., Hughes T.P., Wallace C. C. A 30-year study of coral abundance, recruitment, and disturbance at several scales in space and time // *Ecological Monograph.* 1997. V. 67. P. 461–488.

Cortes J., Risk M.-J. A reef under siltation stress: Cahuita, Costa Rica // *Bull. Mar. Sci.* 1985. V. 36. P. 339-356.

Cox E.F. Fragmentation in the Hawaiian coral *Montipora verrucosa* // *Proc. 7th Int. Coral Reef Symp.* 1992. P. 513–516.

Dai C.F. Interspecific competition in Taiwanese corals with special reference to interactions between alcyonacean and scleractinian corals // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1990. V. 60. P. 291-297.

Dai C.F. Distribution and adaptive strategies of alcyonacean corals in Nanwan Bay. Taiwan // *Hydrobiologia.* 1991. V. 216. P. 241-246.

Dai C.F. Patterns of coral distribution and benthic space partitioning on the fringing reefs of southern Taiwan // *Mar. Ecol.* 1993. V. 14, № 3. P. 185-204.

Dai C.F. Dynamics of coral communities// In: I.M. Turner, C.H. Diong, S.S.I. Lim, P.K.L. Ng (Ed). *Biodiversity and the Dynamics of Ecosystems. DIWPA Series.* 1996. V. 1. P. 247-265.

Darwin Ch. On certain areas of elevation and subsidence in the Pacific and Indian Oceans as deduced from the study of coral formation // *Proc. Geol. Soc. London.* 1837. P. 552-554.

Dawydoff C. Contribution et l'étude des invertébrés de la faune marine benthique de l'Indochina // *Bull. Biol. De la France et de la Belgique.* 1952. V. 37. P. 1-158.

Ditlev H. Zonation of corals (Scleractinia Coelenterata) on inter-tidal reef flats at Ko Phuket, Eastern Indian Ocean // *Mar. Biol.* 1978. V. 42. P. 29-39.

Dollar S. Wave stress and coral community structure in Hawaii // *Coral Reefs.* 1982. V.1, P. 71-81.

Dollar S.J., Tribble G.W. Recurrent storm disturbance and recovery: a long-term study of coral communities in Hawaii // *Coral Reefs.* 1993. V.12, P. 223-233.

Done T. J. A comparison of units of cover in ecological classification of coral communities // *Proc. 3rd Int. Coral Reefs Symp. Miami.* 1977. V. I. P. 9-14.

Ducklow H.W., Mitchell R. Bacteria in mucus layers on living corals // *Limnol. Oceanogr.* 1979. V. 24. P. 715-725.

Edwards A.J., Clark S. Coral transplantation: A useful management tool or misguided meddling? // *Mar. Poll. Bull.* 1998. V. 37. P. 474-487.

- Ekman S.* Zoogeography of the sea. London.: Sidgwick and Jackson. 1953. 417 p.
- Emery K.O., Niino H.* Sediments of the Gulf of Thailand and adjacent continental shelf // *Geol. Soc. Amer. Bull.* 1963. V. 74. P. 541-554.
- Endean R.* Australia's Great Barrier reef // *Univer. Queensl. Press. Quinsland.* 1982. 348 p.
- Erlich P.R.* Population ecology of reef fishes // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1975. V. 6. P. 21-247.
- Erlich P.R.* Behavior of Chaetodontids // *J. Zool. Soc. L.* 1977. V. 183. P. 213-228.
- Fishelson L.* Ecology of coral reefs in the Gulf of Aqaba (Red Sea) influenced by pollution // *Oecologia.* 1973. V. 12. P. 55-67.
- Gallager B.S., Shimada K.M., Gonsales T.I., Stroup E.D.* Tides and currents in Fanning atoll Lagoon // *Pacif. Sci.* 1971, V. 25, N 2, P. 191-205.
- Gilmore M.D., Hall B.R..* Life history, growth habits and constructional roles of *Acropora cervicornis* in the patch reef environment // *J. Sed. Petr.* 1976. V. 46, P. 519–522.
- Gladfelter E.H.* Circulation of fluids in the gastrovascular system of the reef coral *Acropora cervicornis* // *Biol. Bull.* 1983. V. 165. P. 619–636.
- Glynn P.W.* Ecology of a Caribbean coral reef. The *Porites* reef flat biotope. Pt.1. Meteorology and hydrography // *Mar. Biol.* 1973. V. 20, № 4. P. 297-318.
- Goldman B., Talbot F.H.* Ecology of coral fishes // *Ed. O.Jones, R.Endean. N.Y.:* Acad. Press. 1976. V. 3. P. 125-154.
- Goreau T. F.* Carbonate deposition by coralline algae and hermatypic corals // *Ann. N. Y. Acad. Sci.* 1963. V. 109. P. 127-167.
- Goreau T.F., Land I.C., Graham E.A., Goreau P.D.* Structure and ecology of Saipan reef in relation to predation by *Acantaster placi* (Linnaeus)// *Bull. Mar. Sci.* 1972. V. 22. P. 113-152.
- Gout B., Bablet J-P., Goutiure G.* The atolls of Mururoa and Fangataufa (French

Polynesia). III. The living environment and its evolution // *Musée océanographique*, Monaco. 1997. P. I-XII, 1-305.

Grasshoff M. Polypen und kolonien der blumentier I(Anthozoa). 2. Die achtstahlingen korallen (Octocorallia) // *Natur und Museum*. Frankfurt. 1981. V. 3, N 2. S. 29-45.

Grasslce J. F. Variety in coral reef communities // *Biology and geology of coral reefs*. (Eds O. Jones, R. Endean. N. Y.): Acad. Press. 1973. V. 2. P. 247-269.

Grigg R. W. Community structure, succession and development of coral reefs in Hawaii // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1983. V. 11. P. 1-14.

Grigg R.W., Maragos J. E. Recolonization of corals on lava in Hawaii // *Ecology*. 1974. V. 55. P. 387-395.

Guzman H.M. Large-scale restoration of Eastern Pacific reefs: the need for understanding regional biological processes. National Coral Reef Institute, Nova Southeastern University, Fort Lauderdale, Florida, U.S.A. 1999.

Gusman H.M., Cortes J. Coral reef community structure at Cano Islands, Pacific Costa Rica // *Mar. Ecol.* 1989. V. 10. P. 23-24.

Hall V.R. Interspecific differences in the regeneration of artificial injuries on scleractinian corals // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1997. V. 212. P. 9–23.

Hamilton H.G.H., Brackel W.H. Structure and coral fauna of East African reefs // *Bull. Mar. Sci.* 1984. V. 34. P. 248-266.

Harriott V. J., Banks S. A. Recruitment of scleractinian corals in the Solitary Islands Marine Reserve, a high latitude coral-dominated community in eastern Australia // *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1995. V.123. P. 155–161.

Harriott V.J., Fisk D.A. Coral transplantation as a reef management option // *Proc. 6th Int. Coral Reef Symp.* 1988. V. 2, P. 375–379.

Harrison P. L., Wallace C. C. Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. Pages 133–207 in Z. Dubinskys, editor. *Ecosystems of the world*. 25. Coral reefs. Elsevier, New York. 1990.

- Hartman W.D., Goreau T.F.* Jamaican coralline sponges // Symp. Zool. Soc. L. 1970. V. 25. P. 205-243.
- Hatcher B.G.* Grazing in coral reef ecosystem // Perspectives on coral reefs. Townsville. 1983. P. 164-172.
- Hayashibara T., Shimoike K., Kimura T. et al.* Patterns of coral spawning at Akajima Island, Okinawa, Japan // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1993. V. 101. P. 253–262.
- Heyward A.J., Collins J.D.* Fragmentation in *Montipora ramosa*: the genet and ramet concept applied to a reef coral // Coral Reefs. 1985. V. 4. P. 35–40.
- Highsmith R.C.* Passive colonization and asexual colony multiplication in the massive coral *Porites lutea* Milne Edwards and Haime // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 1980. V. 47, № 1. P. 55-67.
- Highsmith R.C.* Reproduction by fragmentation in corals // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1982. V. 7. P. 207–226.
- Hoa N.X., Dai N.H., Vu N.X.* The absorption, accumulation of nitrate, phosphate and the improving ability for eutrophic environment of seaweed *Ulva* (Chlorophyta-Ulvales) // Tuyen Tap Nghien Cuu Bien. 2001. V. 11. P. 105-114.
- Holthus P.F., Maragos J.E., Evans C.W.* Coral reef recovery subsequent to the freshwater kill of 1965 in Kaneohe Bay, Hawaii // Pacif. Sci. 1989. V. 43, № 2. P. 122-134.
- Huan N.B., Hoang Son T.P.* The characteristics of distribution and change of the seawater temperature and salinity of Cai river and northern part of Nhatrang bay in dry and rainy seasons // Coll. Mar. Res. Works. 2000. V. 10. P. 63-69.
- Hubbard J.A.B.* Scleractinian coral behavior in calibrated current experiment; an index to their distribution patterns // Proc. Sec. Intern. Coral Reef Symp. Brisbane. 1974. V. 2. P. 38-43.
- Hudson J. H., Diaz R.* Damage survey and restoration of M/V Wellwood Grounding Site, Molasses Reef, Key Largo National Marine Sanctuary, Florida // Proc. of 6th

- Intern. Coral Reef Symp., Australia. 1988. V.2, P. 231–236.
- Hughes T.P.* Life histories and population dynamics of early successional corals // Proc. 5th Int. Coral Reef Cong. 1985. P. 101–106.
- Hughes T.P., Ayre D., Connell J.H.* The evolutionary ecology of corals // Trends Ecol. Evol. 1992. V. 7, P. 292–295.
- Hung T.C., Sit C.C., Chiang Y.M. et al.* An ecological survey on the waters adjacent to the nuclear power plant in southern Taiwan. IX. The progress report of the ninth year study (1987-1988) and the preliminary report for the assessment of ecological impact of the operation of the power plant (1979-1988) // Nat. Sci. Comm. Prob. Environ. Spec. Publ. 1988. V. 59. P. 1-214.
- Hunter C.L.* Genotypic variation and clonal structure in coral populations with different disturbance histories // Evolution. 1993. V.47, P. 1213–1228.
- Jackson J.B.C., Hughes T.P.* Adaptive strategies of coral-reef invertebrates // Am. Sci. 1985. V. 73, N 3, P. 265–274.
- Johannes R.E.* Ecology of organic aggregates in the vicinity of a coral reef waters // Limnol. and Oceanogr. 1967. V. 12. P. 189-195.
- Johannes R.E., Gerber R.* Import and export of net plankton by an Enivetok coral reef community // PCRS-2. 1974. V. 1. P. 97-104.
- Jokiel P.L., Hildemann W.H., Bigger C.H.* Clonal population structure of two sympatric species of the coral *Montipora* // Bull. Mar. Sci. 1983. V. 33, P. 181–187.
- Jones O.A., Randall Y.M., Cheng H.T. et al.* A marine biological survey of southern Taiwan with emphasis on corals and fishes // Inst. Oceanogr. Nat. Taiwan Univ. Spec. Publ. 1972. V.I. P. 1-93.
- Kaly U. L.* Experimental test of the effects of methods of attachment and handling on the rapid transplantation of corals // CRC Reef Research Center Technical Report. 1995. V. 1, P. 1–24.
- Ken L.V.* The stony corals in the sea of Vietnam // Mar. environ. and res. (1986-1990).

Scientific and Technic Publishing House, Hanoi. 1991 a. P. 127-135.

Ken L.V. Stony corals and the coral reefs of Catba Islands // Marine environment and resources. Hanoi. 1991 b. Sci. Tech. Publ. House. P. 144-151.

Kinsey D.W. Carbon turnover and accumulation by coral reefs: Ph. D. Thesis. Honolulu. 1979. 248 p.

Kinsman D.J. Reef coral tolerance of high temperature and salinities // Nature, 1964. V. 202, P. 1280-1282.

Koehl M.A.R. Mechanical design of spicule-reinforced connective tissues // J. Exp. Biol. 1982. V. 98. P. 239-267.

Krempf A. Rapports sur le fonctionnement de l'Institut Oceanographique de l'Indochine. 1926-1929 // Note Inst. Oceanogr. Indochine. 1929. 15 p.

Krempf A., Chevey P. Les grands courants généraux de la mer de Chine et les secteurs hydrologiques des côtes de l'Indochine Française. Saigon. 1936. V. 29. P. 17-22.

Kühlmann D.H.H. Zusammensetzung und Ökologie von Tiefwasser-korallenassoziationen // Wiss. Z. Humboldt. Un. Berlin. Math.-Nat. 1982. Bd. 31. S. 233-244.

Kühlmann D.H.H. Composition and ecology of deep-water coral associations // Helgol. Meeresunters. 1983. V. 36. P. 183-204.

Kühlmann D.H.H. The sensitivity of coral reefs to environmental pollution // Ambio. 1988. V. 17. P. 13-21.

Kühlmann H.H., Chevalier J. P. Les coraux (Scleractiniaires et Hydrocoralliaires) de l'atoll de Takapoto, îles Tuamotu // Aspects écologiques. 1986. 7, № . P. 75 -104.

Lalli C.M., Parsons T. Biological Oceanography: An Introduction. 1995. Oxford: Butterworth-Heinemann Ltd. pp. 220-233.

Latypov Yu.Ya. Coral communities of the Namsu Islands (Gulf of Siam, South China

Sea) // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1986. V.29, P. 261-270.

Latypov Yu.Ya. Community structure of Scleractinian reefs in the Baitylong archipelago (South China Sea) // Asian Mar. Biol. 1995. V. 12. P. 27-37.

Levinton J. S. Marine Biology: Function, Biodiversity, Ecology. 1995. New York: Oxford University Press, Inc. pp. 306-319.

Liddel W.D. Morphology of crinoids // Echinoderms. Tampa. 1982. P. 525-530.

Liddel W.D., Ohlhorst S.L. Patterns of reef coral community structure. North Jamaica // Bull. Biol. 1987. V. 40. P. 311-329.

Lirman D. Fragmentation in the branching coral *Acropora palmate* (Lamarck): growth, survivorship, and reproduction of colonies and fragments // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2000. V. 251. P. 41-57.

Loi T.N. Les conditions ecologiques de la Mer de Chine Meridionale // Contr. Inst. Oceanogr. Nhatrang. 1965. № 83. P. 249-267.

Loi T.N. Peuplements animaux et vegetaux du substrat des intertidal de la Baie de Nha Trang (Vietnam) // Mem. Inst. Oceanogr. Nha Trang. 1967. V. 11. P. 1-236.

Lorenz J. R. Physikalische Verhältnisse und Verteilung der Organismen in Quanerischen Golfe. Wien. 1863. 93 s.

Loya Y. Community structure and species diversity of hermatypic corals at Eilat, Red Sea // Mar. Biol. 1972. V. 13. P. 100-113.

Loya Y. The Red Sea coral *Stylophora pistillata* is an r-strategist // Nature. 1976a. V. 259. P. 478-480.

Loya Y. Effects of water turbidity and sedimentation on the community structure of Puerto Rican corals // Bull. Mar. Sci. 1976 b. V. 26, № 4. P. 450-466.

Loya Y., Slobodkin L.B. The coral reefs of Eilat (Gulf of Eilat, Red Sea) // Symp. Zool. Soc. Lond. 1971. V. 28. P. 117-139.

Maragos J. E. Reef corals of Eannig Island // Pacif. Sci. 1974a. V. 28. P. 274-255.

Maragos J. E. Coral transplantation: a method to create, preserve, and manage coral

reefs. Sea Grant Advisory Report, UNIH-SEA GRANT-AR-74-03 CORMAR-14. University of Hawaii, Honolulu. 1974b.

Maragos J. E., Jokiel P. L. Reef corals of Canton Atoll. 2. Local distribution. An environmental survey of Canton Atoll lagoon, 1973 // Naval Undersea Res., NCV. 1976. V. 395. P. 1-192.

Marsh J.A. Preliminary observation on the productivity of a Guam reef community // Proc. Sec. Int. Coral Reef Symp. Brisbane. 1974. V. 1. P. 139-145.

Marsh J.A., Ross R.M., Zolan W.J. Water circulation on two Guam reef flats // PCRS-4. 1981. V. 1. P. 355-360.

Marshall N. Detritus over the reef and adjacent water of Enivetok Atoll // Ecology. 1965. V. 26. P. 343-344.

Mather P., Bennet I., Eds. A coral Reef Handbook // Austr. coral reef Soc. 1978. Handbook ser. V. 1. P. 1-144.

Meesters E.H., Bak R.P.M. Age-related deterioration of a physiological function in the branching coral *Acropora palmate* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1995. V. 121. P. 203-209.

Mergner H. Quantitative ökologische Analyse eines Rifflagunenareals bei Agaba (Golf von Agaba, Rotes Meer) // Helgoland Wiss. Meeresuntersuch. 1979. V. 32. S. 476-507.

Mergner H., Schuhmacher H. Morfologie, Ökologie und Zonierung von Korallenvriffen bei Agaba (Golf von Agaba, Rotes Meer) // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1974. V. 26, № 2. S. 238-358.

Mobius K. Die Auster und die Austerwirtschaft. Berlin. Translated into English and published in: Rept. U. S. Fish Comm. 1877. P. 683-751.

Morrissey J. Community structure and zonation of macroalgae and corals on a fringing reef of Magnetic Island (Queensland. Australia) // Aquat. Bot. 1980. V. 8. P. 64-72.

Mortensen Th. Echinoderms of Gulf of Siam Expedition // Kgl. Dan. Vidensk. Selsk. Skr. Natur. Mat. Afd. Raekke. 1905. V. 4-5. P. 17-33.

Munk W., Sargent M.C. Adjustment of Bikini atoll to ocean waves // Trans. Amer.

Geophys. Union. 1948. V. 19. P. 855-860.

Munoz-Chagin R. F. Coral transplantation program in the Paraiso Coral Reef, Cozumel Island, Mexico // Proc. of 8th Intern. Coral Reef Sym. 1997. V. 2, P. 2075–2078.

Nagelkerken I., Bouma S., Vandenakker S., Bak R.P.M. Growth and survival of unattached *Madracis mirabilis* fragments transplanted to different reef sites, and the implication for reef rehabilitation // Bull. Mar. Sci. 2000. V. 66. P. 497–505.

Okubo N., Hiroki T., Motokawa T. Successful methods for transplanting fragments of *Acropora formosa* and *Acropora hyacinthus* // Coral Reefs. 2005. V. 24. P. 333-342.

Odum H.T., Odum E.P. Trophic structure and productivity of windward coral reef community on Enivetok atoll // Ecol. Monogr. 1955. V. 25. P. 291-320.

Oliver J.K. Intra-colony variation in the growth of *Acropora formosa*: extension rates and skeletal structure of white (zooxanthellae free) and brown-tipped branches // Coral Reefs. 1984. Vol. 3. P. 139–147.

Oren U., Benayahu Y. Transplantation of juvenile corals: a new approach for enhancing colonization of artificial reefs // Marine Biology. 1997. V. 127, P. 499–505.

Pastorok R.A., Bilyard G.R. Effects of sewage pollution on coral-reef communities// Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. V. 21, № 1-2, P. 175-189.

Petersen C.G.J. The animal association of the sea bottom in the North Atlantic // Kobenhavn Ber. Biol. Station. 1914. V. 22. P. 89-98.

Pham H.H. Vegetation of Phu Quoc Island (Thuc Vat Dao Phu Quoc) // Ho Chi Minh Publ. Co. 1985. P. 128-156.

Phips C., Preobrazhensky B.V. Morpfology, development and general coral distribution on some reefs of the Lau Islanda (Fiji) // 2nd Intern. Symp. on coral and fossil coral reefs. Paris, 1977, p. 440-445.

Pichon M. Dynamic of benthic communities in the coral reefs of Tule'ar (Madagascar): succession and transformation of the biotops trough reef tract evolution // Proc. 2nd Int. Coral Reef Symp. Brisban. 1974. V. 2. P.55-68.

- Pickard G.L.* The physical oceanography of the GBR // Proc. GBR conf. Townsville. 1983. P. 63-70.
- Pongsapipatt T., Sapsomwong G.* General results of oceanographic observation in 1970-1971 in the Gulf of Thailand // Proc. II CSK Symp. Bangkok: Thailand Hydrogr. Dep. Press. 1973. P. 185-203.
- Porter J.W.* Autotrophy, heterotrophy and resource partitioning in Caribbean reef-building corals // Amer. Natur. 1976. V. 110, P. 731-742.
- Potts D.C., Done T.H., Isdate P.J., Fish D.A.* Dominance of coral community by the genus *Porites* (Scleractinia) // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1985. V. 23. P. 79-84.
- Renaud-Mornant J.* *Haloderma atra* (Holothuria) dans lagon di Tiahura, Moorea // Cah. Pacif. 1977. V. 20. P. 1-6.
- Rinkevich B.* Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? // Mar. Ecol. Prog. Ser. 1997. V. 143. P. 297-302.
- Rinkevich B., Loya Y.* Reproduction in regenerating colonies of the coral *Stylophora pistillata* // In: Spanier E, Steinberger Y, Luria M (eds) Environmental quality and ecosystem stability, IVB. Environmental quality. Israel Society for Environmental Quality Sciences Publication, Jerusalem Israel. 1989. P. 259-265.
- Roberts H.H.* Variability of reefs with regard to wave power // PCRS-2. 1974. V. 2. P. 497-512.
- Roberts H.H., Murray S.P., Suhayda J.N.* Physical processes in a fringing reef system // J. Mar. Res. 1975. V. 33. P. 233-259.
- Robertson R.* Review of the predators and parasite soft and stony corals // Pacif. Sci. 1970. V. 24. P. 45-54.
- Rogers C.S.* Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation // Mar. Ecol. Progr. Ser. 1990. V. 62, № 1-2, P. 185-202.
- Sakai K., Nishihira M.* Immediate effect of terrestrial runoff on a coral community near a river mouth in Okinawa // Galaxea. 1991. V. 10, P. 125-134.

- Sakai K., Yeemin T., Svidvong A. et al.* Distribution and community structure of germatypic corals in the Sichang Islands, inner part of the Gulf of Thailand // *Galaxea*. 1986. V. 5. P. 27-74.
- Sale P.F.* The structure of communities of fish in coral reef // *Ecol. Comm.*, Princeton: Univ. press. 1984. P. 479-489.
- Smith L.D., Hughes T.P.* An experimental assessment of survival, re-attachment and fecundity of coral fragments // *J. Exper. Mar. Biol. and Ecol.* 1999. V. 235. P. 147-164.
- Sumich J. L.* An Introduction to the Biology of Marine Life; Sixth Edition. 1996. Dubuque, IA: Wm. C. Brown. P. 255-269.
- Sebens, K. P.* Biodiversity of coral reefs: what are we losing and why? // *American Zoologist*. 1994. V. 34. P. 115-133.
- Serene R.* Inventaires des invertébrés marins de l'Indochine // *Inst. Oceanogr. Indochine*. 1937. V. 30. P. 3-83.
- Serensen T.* A method of establishing groups of equivalent amplitude in plant sociology based on the similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish common // *K. Dan. Vid. Selsk. Biol. Skr.* 1948. V. 5. P. 1-34.
- Sheppard C.R.C.* Coral cover, zonation and diversity in reefs of Chagos // *Proc. 4th Int. Coral. Reefs Symp.* Manila. 1980. V. 2. P. 193-205.
- Sheppard C.R.C.* Coral population on the reef slopes and their major controls // *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 1982. V. 7. № 1. P. 83-115.
- Smith S.V.* Coral reef area contribution to ocean's resources // *Nature*. 1978. V. 273. P. 225-226.
- Smith L.D., Hughes T.P.* An experimental assessment of survival, re-attachment and fecundity of coral fragments // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1999. V. 235. P. 147-164.
- Soong, K., T., T-an Chen.* Coral Transplantation: Regeneration and Growth of *Acropora* Fragments in a Nursery // *Restoration Ecology*. 2003. V.11 № 1 P. 1-10.

- Sorokin Yu. I.* Decomposition of organic matter and nutrients regeneration // *Mar. Ecology* N.Y. Interscience. 1978, V. 5. P. 601-616.
- Steen R.* Coral reefs: nature's richest realm // Crawford House Press. 1990. 336 p.
- Stehli E.G., Wells I.W.* Diversity and age patterns in hermatypic corals // *Syst. Zool.* V. 20. P. 115-126.
- Stoddart D.R.* Post-hurricane changes on the British Honduras reefs and cays: re-survey of 1965 // *Atoll Res. Bull.* 1969. V. 25. P. 259-268.
- Sudara S.* The distribution of planctonic hyperiids (Crustacea, Amphipoda) in the South China Sea and the relationship to the distribution in the Gulf of Thailand // *Proc. II CSK Symp.* Bangkok: Thailand Hydrogr. Dep. Press. 1973. P. 293-314.
- Szmant-Froelich A.* The effect of colony size on the reproductive ability of Caribbean coral *Montastrea annularis* (Ellis and Solander) // *Proc. 5th Int. Coral Reef Cong.* 1985. P. 295-300.
- Tamia N.* Sea snake venomus and toxin // In: Dunson W.A. (ed). *The biology of sea snake*. Baltimore: Univ. Park. Press. 1975. P. 385-415.
- Thanh T.D.* Change in environment and ecosystems relative to the land-sea ineration in the Vietnam coastal zone // *Rep. pres. EALOICZ workshop*. Qingdao. 1999. P. 1-10.
- Titlyanow E.A., Latypov Y.Y.* Light-dependence in scleractinian distribution in the sublittoral zone of South China Sea Islands // *Coral Reefs*. 1991. V. 10. P. 133-138.
- Titlyanov E.A., Titlaynova T.V., Leletkin V.A.* et al. Degradation of zooxanthellae and regulation of their density in hermatypic corals// *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 1996. P. 167-178.
- Tomascik T., Sander F.* Effects of eutrophication on reef corals. II. Structure of scleractinian coral communities on fringing reefs, Barbados. West Indies // *Mar. Biol.* 1987a. V. 94, № 1, P. 53-75.
- Tomascik T., Sander F.* Effects of eutrophication on reef corals. III. Reproduction of the reef-building coral *Porites porites* // *Mar. Biol.* 1987b.V. 94. № 1. P. 77-94.
- Tribble G.W, Randall R.H.* A Description of the High-Latitude Shallow Water Coral

- Communities of Miyke-Jima, Japan // Coral Reefs. 1986. V. 4. P. 131-159.
- Tunncliffe V.* Breakage and propagation of the stony coral *Acropora cervicornis* // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1981. V. 76. P. 2427–2431.
- Uda M., Nakao T.* Water masses and currents in the South China Sea and their seasonal changes // Proc. III CSK Symp. Bangkok: Thailand Hydrogr. Dep. Press. 1973. P. 161-188.
- Veron, J.E.N.* Corals of Australia and the Indo-Pacific. Angus and Robertson, Sydney. 1986. 644pp.
- Veron J.E.N.* Corals in space and time: the biogeography and evolution of the Scleractinia // Australian Inst. Mar. Sci. 1995. 321 p.
- Veron J.E.N.* Corals of the world, Vol. 1-3 // Australian Institute of Marine Science, Townsville. 2000. 382 p.
- Veron J.E.N., Hodgson G.* Annotated checklist of the hermatypic corals of the Philippines // Pacific Science. 1989. V. 43 P. 234-287.
- Veron J.E.N., Marsh L.M.* Records and annotated check list of the hermatypic corals of Western Australia // Rec. Western Australia Mus. Suppl. 1988. 29 p.
- Veron, J.E.N. and Pichon, M.* Scleractinia of Eastern Australia. Part 1, Families Thamnasteriidae, Astrocoeniidae, Pocilloporidae // Australian Inst. Mar. Sci. Monogr. Ser. 1976. V. 1. 86 p.
- Vivien M.L.* Ecology of fishes of reef flat at Tulear // J. Mar. biol. Assoc. (Ind.). 1973. V. 15. P. 20-45.
- Vo S.T., Hodgson G.* Coral reefs of Vietnam: Recruitment limitation and physical forcing // Proc. 8th Int. Coral Reef Symp. 1997. V. 1. P. 477-482.
- Vo S.T., Yet N.H., Alino P.M.* Coral and coral reefs in the north of Spratly archipelago- the results of RP-VN JOMSRE-SCS 1996 // Proc. Sci. Conf. RP-VN JOMSRE-SCS 96. Hanoi, 22-23 April. 1997. P. 87-101.
- Vo S. T., De Vantier L., Long N. V. et al.* Coral reefs of the Hon Mun Marine protected

area, Nha Trang bay, Vietnam, 2002: species composition, community structure, status and management recommendation // Proc. Sci. Conf. "Bien Dong-2002", 16-19 Sept. 2002, Nhatrang, Vietnam. P. 650-690.

Wainwright S. A. Reef communities visited by the Israel South Red Expedition, 1962 // Bull. of Sea Fish. Res. St., Israel. 1965. V. 8. P. 40-53.

Wallace C.C. Reproduction, recruitment and fragmentation in nine sympatric species of the coral genus *Acropora* // Mar. Biol. 1985. Vol. 88. P. 217–233.

Wells J.W. Recent Corals of Marshall Islands // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1954. V. 120. P. 385- 486.

Wilkinson C. R., Buddemeier R. W. Global climate change and coral reefs: Implications for people and reefs // Report of the UNEP-IOC-ASPEI-IUCN Global Task Team on the implications of climate change on coral reefs. 1994. IUCN, Gland, Switzerland. 124 p.

WWF Vietnam Marine Conservation Southern Survey Team. Survey report on the biodiversity resource utilization and conservation potential of Coto Islands, Quangninh province, N. Vietnam // Gland, Switzerland. 1994a. 79 p.

WWF Vietnam Marine Conservation Southern Survey Team. Survey report on the biodiversity resource utilization and conservation potential of Phu Quoc islands, Kien Giang province, Gulf of Thailand // Gland (Switzerland). 1994b. 79 p.

Wyrtki K. Physical oceanography of the South East Asian waters. La Jolla: Univ. Calif., Scripps Inst. Oceanogr. 1961. V. 2. 195 p.

Yamazato K., Yeemin T. Preliminary study on the inter- and intraspecific interaction among corals of Khang Khao Island, Sichang Islands, Gulf of Thailand // Galaxea. 1986. V. 5. P. 163-174.

Yap H.T., Gomez E.D. Growth of *Acropora pulchra* (Brook) in Bolinao, Pangasinan, Philippines // Proc. 4th Int. Coral Reef Sym. 1984. P. 205–213.

Yap H.T., Gomez E.D. Growth of *Acropora pulchra*. III. Preliminary observations on the effects of transplantation and sediment on the growth and survival of transplants // Mar.

Biol. 1985. V. 87. P. 203–209.

Yet, N.H., Research Results of Corals and Coral Reefs in Western Tonkin Gulf, Tay Nguen Va Moy Truong Bien, 1989, V. 6. P. 35-36.

Yet N.H. Thốnм phón loai hợ съng va сбу trъс ran san hợ Đao Thuуkн Chai (Quvн Đво Trutng Sa) // Tai nguyкн va mphi truong bikн. Hanoi. 1997. Tap IV. P. 299-313.

Yet N.H., Ken L.V. Some data on species composition and distribution of scleractinian corals in Ha Long Bay // J. Biol. Hanoi. 1996. V. 18. P. 7-13.

Yet N.H., Ken L.V. Characteristics of Scleractinian communities in the Son Tra Island (Thua Thien-Hue province) // Tai nguyкн va mphi truong bikн. Hanoi. 1997. Tap IV. P. 314-327.

Yonge C.M. The biology of coral reefs // Adv. Mar. Biol. 1963. V. 1. P. 209-260.

Zakai D., Levy O., Chadwick-Furman N.E. Experimental fragmentation reduces sexual reproductive output by the reef building coral *Pocillopora damicornis* // Coral Reefs. 2000. V. 19. P. 185-188.

Zhuang Q., Tang Z., Li C, Lu B., Zeng C. Ecological investigations of the Jinyin Island and Dongdao Island, Xisha Islands Guangdong province China // Studia Marina Sinica. 1983. V. 20. P. 1-50.

Словарь

Автотрофный – Питающийся неорганическими веществами. Автотрофные организмы используют для построения своего тела CO_2 в качестве единственного или главного источника углерода

Агерматинный - Коралл, не имеющий в своем теле симбиотических зооксантелл

Аллохтонный - Возникший не на месте современного местонахождения.

Организмы, появившиеся в данной флоре или фауне в результате расселения

Альционарии – Колониальные животные, принадлежащие к типу CNIDARIA (стрекающие), имеют восемь щупалец, тело мягкое, пронизано многочисленными кремнистыми склеритами (спикулами), часто называются мягкими кораллами

Апвеллинг – Подъем вод из глубины водоемов к поверхности. Вызывается устойчиво дующими ветрами, которые сгоняют поверхностные воды в сторону открытого океана, заменяющиеся поднимающимися водами нижележащих слоев.

Бактериопланктон – Планктон представленный гетеротрофными и автотрофными бактериями, а также грибами

Баттресс система – Система продольных каналов и отрогов в верхней части зоны склон рифа

Бентофаги – Животные, питающиеся бентосными (донными) организмами, которые обитают на грунте или в грунте водоемов

Биогенный – Происходящий от живого организма, связанный с ним

Биогерм – массивное холмовидное скопление органогенного карбонатного материала, возникшем за счет постепенного разрастания прикрепленных организмов, отлагающих известь (кораллы, мшанки, раковинные моллюски и т.п.)

Биономическая зональность – Зональное описание (распределение), основанное на анализе распределения биоты в ее неразрывной связи с особенностями окружающей среды

Биота – Исторически сложившаяся совокупность растений и животных, объединенных общей областью распространения

Биотические – Совокупность факторов, влияющих на организмы деятельностью других организмов

Восьмилучевые кораллы – Колониальные животные, принадлежащие к типу CNIDARIA (стрекающие), имеют восемь щупалец: альционарии и горгонарии

Габитус – внешний облик животного, растения, кристалла

Геоморфологический профиль – в данном контексте отображение рельефа и формы рифа

Герматинный - Буквальное значение «рифостроящий», но обычно используется для обозначения морских беспозвоночных, которые имеют симбиотические фотосинтетические микроводоросли внутри их тела

Гетеротрофный – Питающийся органическими веществами

Горгонии - Колониальные животные, принадлежащие к типу CNIDARIA (стрекающие), имеют восемь щупалец. Скелет роговой, реже известковый

Грунтоеды – Водные животные, заглатывающие грунт и использующие в пищу содержащиеся в нем частицы органического вещества (детрит), мелких животных и растений

Детрит – Мелкие органические частицы (остатки разложившихся животных, растений и грибов вместе с содержащимися в них и на них бактериями), осевшие на дно водоема или взвешенные в толще воды

Детритофаги – Животные, питающиеся детритом. Грунтоеды питаются осевшим на дно детритом, а **сестононофаги** – взвешенным в толще воды

Дивергенция – Расхождение признаков организмов в процессе их эволюции, вызываемое искусственным или естественным отбором. Понятие выдвинуто Ч. Дарвином для объяснения многообразия биологических видов в природе

Диссепименты – Пузыреобразные горизонтальные элементы скелета кораллита,

располагающиеся большей частью под углом к его осевому росту

Доминирующий вид – Преобладающий по численности, биомассе или степени покрытия поверхности субстрата

Зооксантеллы - Фотосинтетические морские водоросли динофлагелляты (dinoflagellates), симбиотически живущие в ткани животного, которого они снабжают питательными веществами, пригодными к непосредственному потреблению хозяином

Инфауна – Совокупность водных организмов, обитающих в толще грунта водоема или свободно ползающих по его поверхности

Кальцификация – Отложение карбоната кальция водными беспозвоночными в качестве скелетного материала

Кишечнополостные – Радиальные беспозвоночные животные, включающие два типа CNIDARIA (стрекающие) и CTENOPHORA (гребневики)

Колумелла – Известковая структура, формирующаяся в осевой зоне кораллита, часто называется столбиком (осевой колонной)

Комменсализм – Сожительство организмов разных видов, один из которых живет за счет другого, не причиняя ему какого-либо вреда

Консументы – Организмы, являющиеся в пищевой цепи потребителями органического вещества, все гетеротрофные организмы

Макрофиты - "Крупные растения", видимые невооруженным глазом. К ним относятся морские растения размером от нескольких миллиметров до десятков метров

Мезентерии – Вертикальная мягкая перегородка внутри гастроваскулярной полости полипа

Микроатоллы – Крупные массивные колонии кораллов кольцевой формы, обычно с неживой центральной частью. Формируются на мелководье

Моноспецифичный - Род содержащий только один вид или сообщество (поселение кораллов) с доминированием или распространением только одного

вида

Пелагические виды – Морские организмы, относящиеся к открытому морю и обитающие в толще воды и на ее поверхности. Пассивно плавающие на поверхности – **плейстон**, в толще воды – **планктон** и активно плавающие – **нектон**

Перифитон – Совокупность организмов, поселяющихся на подводных предметах или других организмах

Планктофаги – Животные, питающиеся планктоном

Полипы – Одиночные или колониальные особи кишечнополостных с цилиндрическим телом, ведущие прикрепленный образ жизни

Продуценты – Автотрофные организмы, создающие с помощью фотосинтеза или хемосинтеза органические вещества из неорганических

Ракуша – Сленговый термин, используемый при описании донных отложений, состоящих из остатков или цельных раковин моллюсков

Рифогенные – Отложения (горные породы), сформированные из останков животных и растительных организмов, обитавших на рифе, и продуктов их жизнедеятельности

Септы – Вертикальные радиальные скелетные перегородки, формирующиеся из пластин или рядов шипов

Седентарные – Малоподвижные или оседлые животные, находящиеся в физическом контакте с субстратом

Сессильные – Прикрепленные к субстрату (сидячие) организмы

Склерактинии – Кораллы, формирующие известковые скелеты и принадлежащие к отряду Scleractinia

Спат – Осевшие на субстрат личинки беспозвоночных, находящиеся на стадии метаморфоза и формирования известкового скелета

Спикулы – Скелетные элементы некоторых беспозвоночных животных,

известковые или кремниевые в виде сложно устроенных (одно-, трех-, четырех- и многоосных) иголочек или шипов

Стомодеем – Эктодермальная трубка (глотка) полипа, связывающая ротовое отверстие с гастроваскулярной полостью

Стратификация – Распределение по вертикали слоев воды различной плотности и температуры, обуславливающее теплообмен и другие физические процессы в водоемах

Сциофильные – Тенелюбивые

Таксоцен - Совокупности совместно обитающих членов одного таксона

Термоклин – Водный слой с резким температурным перепадом в сравнении с соседними слоями

Трофодинамика – Пищевые взаимодействия между организмами различных уровней

Турбулентность – Неупорядоченные вихревые течения частичек жидкости по сложным траекториям

Фильтраторы – Водные животные, питающиеся мелкими организмами планктона или взвешенным органическим детритом, отсеживаемыми из воды

Фитофаги – Животные, питающиеся растениями

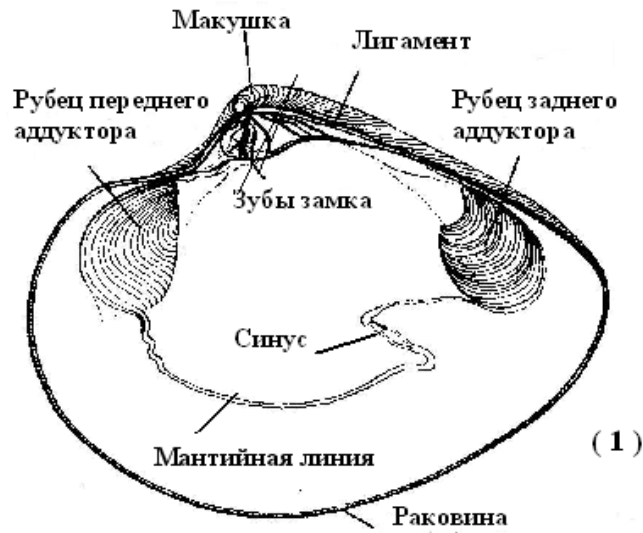
Шестилучевые кораллы - Колониальные и одиночные склерактинии, принадлежащие к типу CNIDARIA (стрекающие), число септ и щупалец кратно - шести

Целенторон – Полость тела кишечнополостных животных

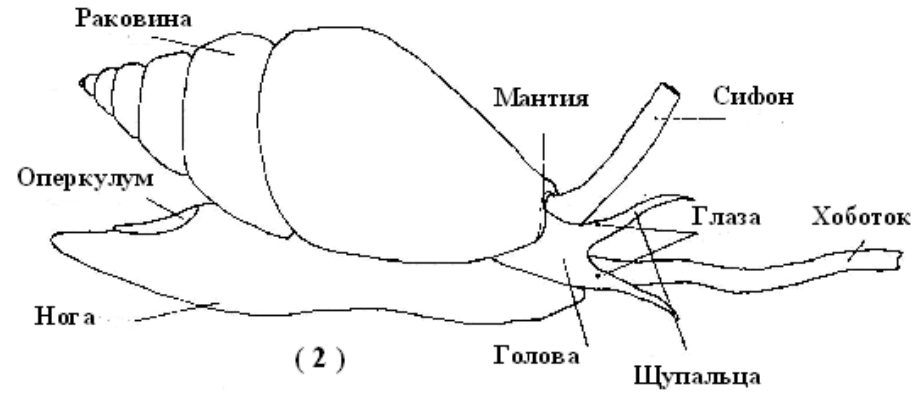
Ценостеум – Пористая известковая структура, формирующая стенку кораллита или межстенное пространство у смежных кораллитов

Эвфотический - Верхний слой океана, освещенность которого достаточна для протекания процесса фотосинтеза

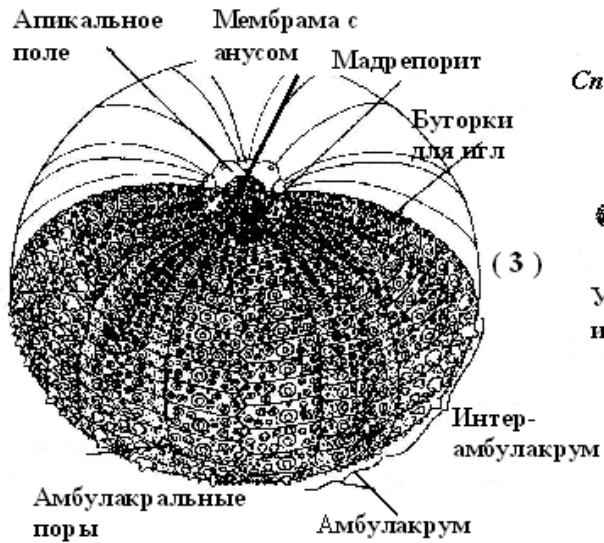
Приложение 1



(1)



(2)



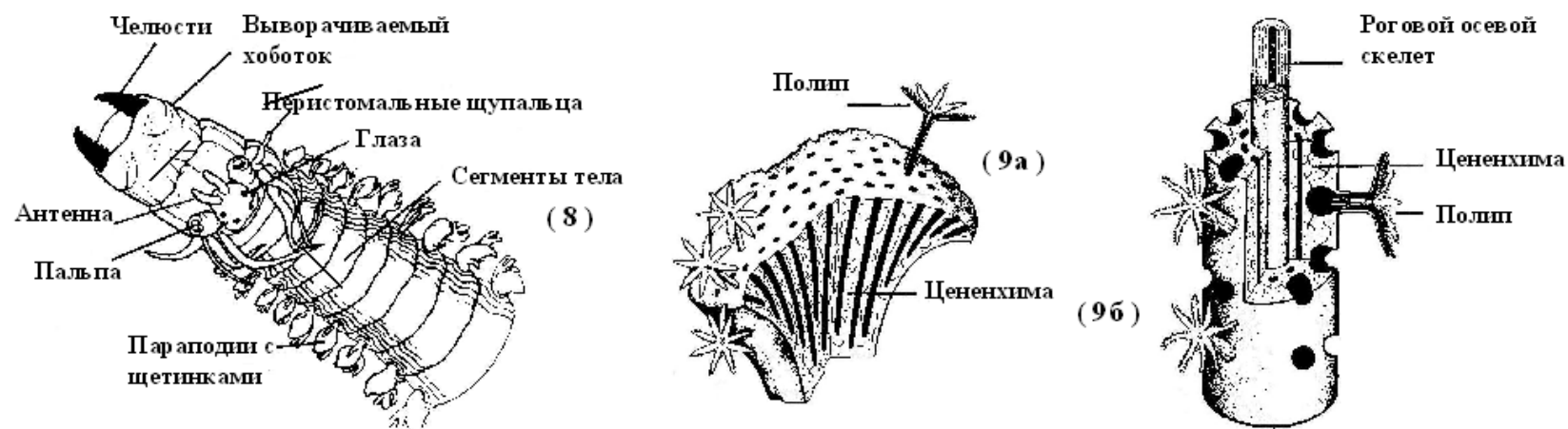
(3)



(4)

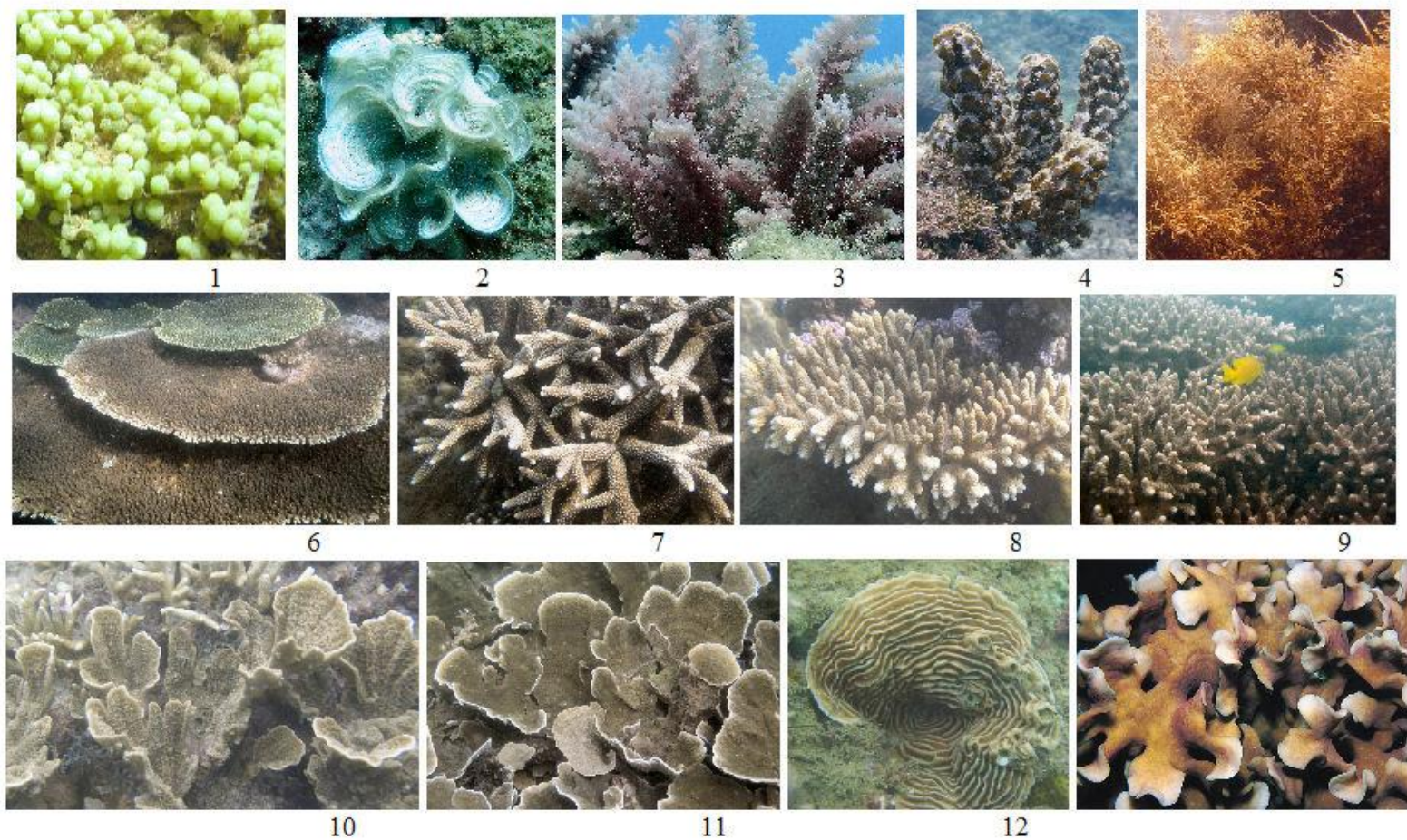


(5)



Схематическое строение некоторых групп беспозвоночных: 1- двустворчатый моллюск, 2- гастропода, 3- морской еж, 4- морская звезда, 5- морская лилия, 6- голотурия, 7- декаподы (креветка), 8- черви (полихета), 9- октокораллы: 9а- альционария, 9б- горгонария (частично по: D. George, J. George, 1979; Grasshoff, 1981)

Приложение 3



Приложение 3а



14



15



16



17



18



19



20



21



22



23



24



25

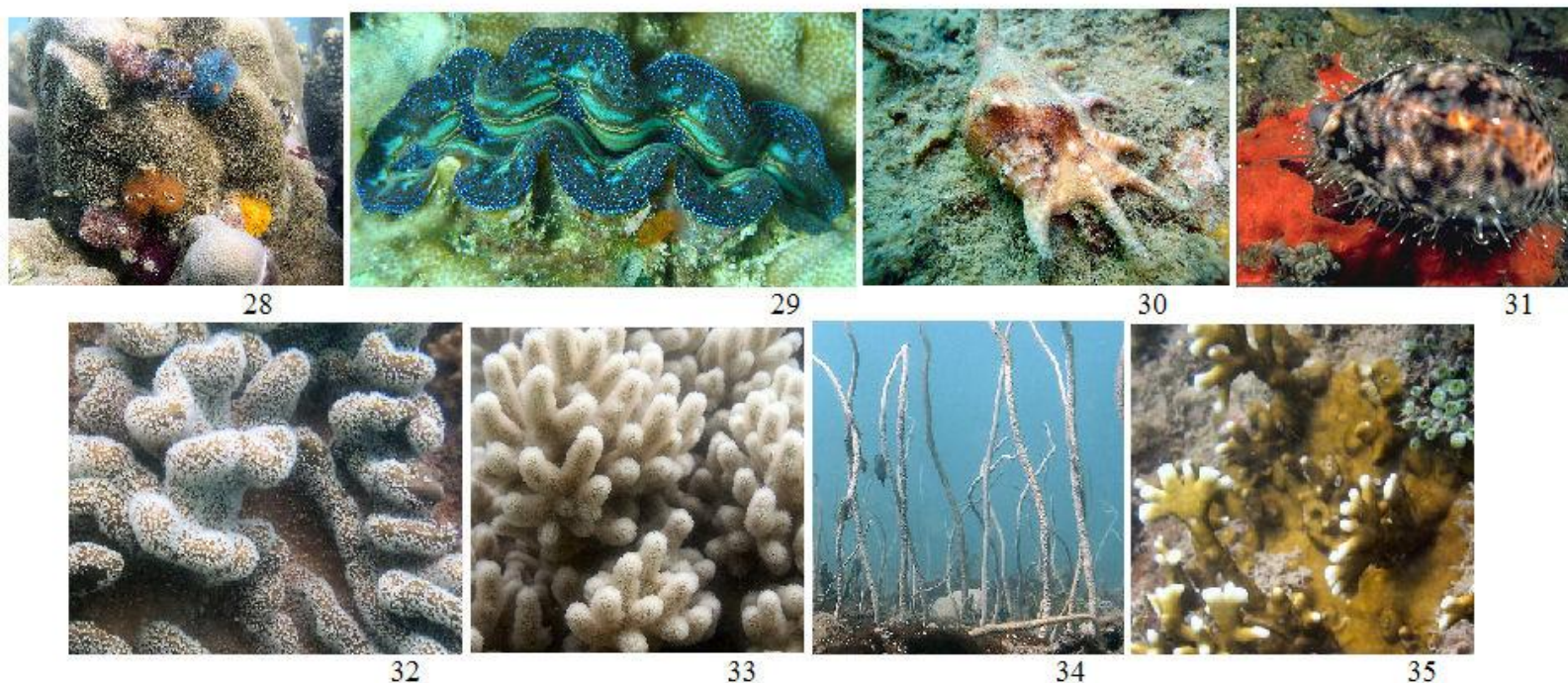


26



27

Приложение 36



Массовые виды макробентоса на рифах Вьетнама: 1- *Caulerpa racemosa*, 2- *Padina australis*, 3- *Asparagopsis taxiformis*, 4- *Turbinaria ornata*, 5- *Sargassum quinhonense*, 6- *Acropora cytherea*, 7- *A. formosa*, 8- *A. millepora*, 9- *A. aspera*, моноспецифичное поселение, 10- *Montipora aequituberculata*, 11- *M. hispida*, 12- *Pachyseris speciosa*, 13- *Pavona cactus*, 14- *Porites lobata*, 15- *P. nigrescens*, 16- *Goniopora lobata*, 17- *Diploastrea heliopora*, 18- *Turbinaria peltata*, 19- *Lobophyllia robusta*, 20- *Goniastrea pectinata*, 21- *Leptoria phrygia*, 22- скопление фунгий, 23- *Diadema setosum*, 24- *Culcita novaeguineae*, 25- *Linckia laevigata*, 26- *Holothuria atra*, 27- *Bohadschia graffei*, 28- полихеты *Spirobranchus giganteus* в колонии *Porites lobata*, 29- *Tridacna crocea*, 30- *Lambis lambis*, 31- *Cypreae tigris*, 32- *Lobophytum pauciflorum*, 32- *Sinularia polydactyla*, 34- *Junceella fragilis* 35- *Millepora dichotoma*

Рисунки

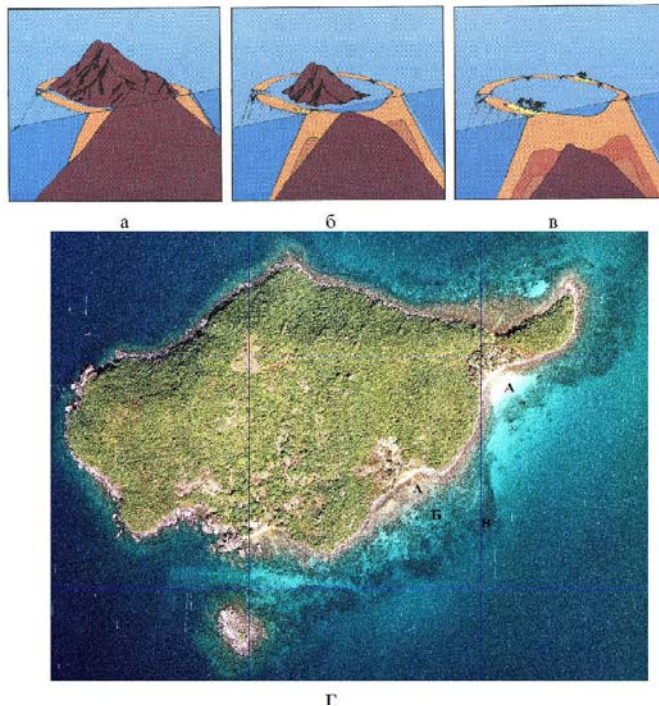


Рис. 1. Схема образования атолла по Дарвину. При погружении гор рифы продолжают расти, становясь из примыкающих (а) атоллom (в); г – космический снимок типичного примыкающего вьетнамского рифа, А – лагуна, Б – риффлет, В - склон рифа (Сиамский залив)

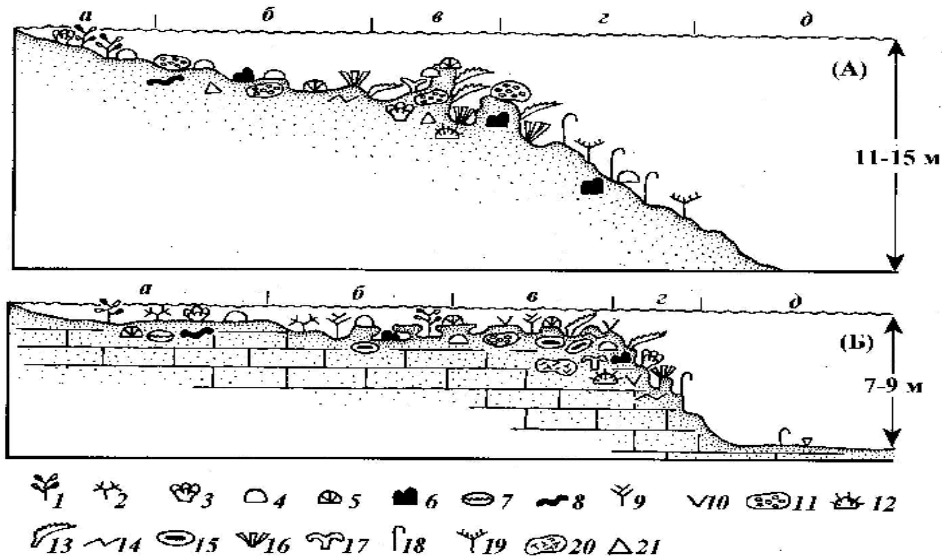


Рис. 2. Схематические профили бесструктурного (А) и структурного (Б) рифов. А: а - водорослево-коралловая зона, б - зона полиспецифичных поселений кораллов, в - зона доминирования кораллов одного-двух видов, г - склон рифа, д - предрифовая платформа; Б: а - лагуна или прибрежный канал, б - внутренний и в - внешний риффлет, г - склон рифа, д - предрифовая платформа. 1-3 – различные водоросли, 4, 6 – поритиды, 5, 20 – фавииды, 9-11, 13-16 – кораллы различных форм колоний (ветвистой, корковой, воронковидной и др.), 7, 8, 12, 21 – различные виды моллюсков и иглокожих, 17-19 – горгонарии и альционарии.

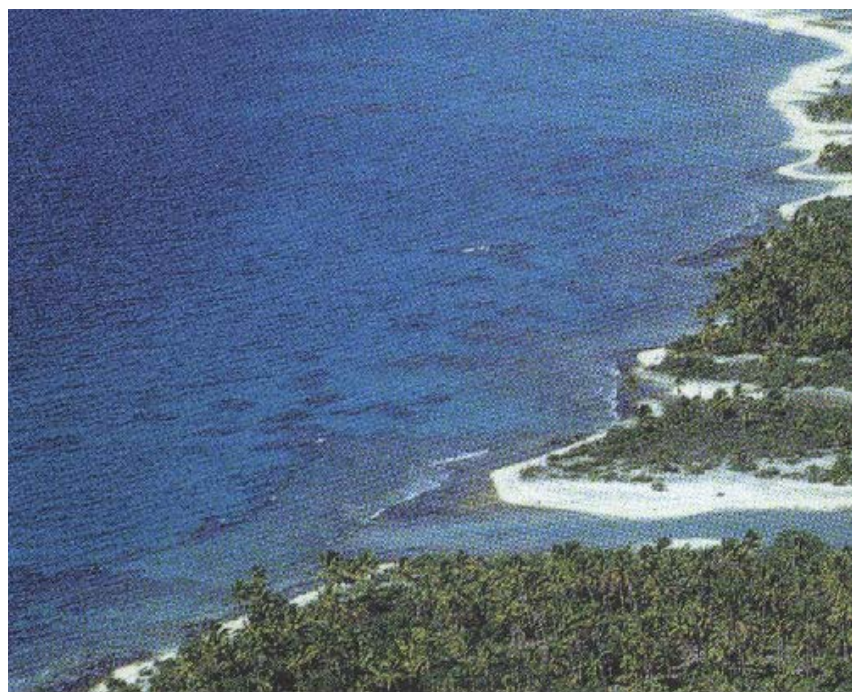


а



б

Рис. 3. Риффлет со сплошным покрытием субстрата структурного рифа (а - риф Жианг Бо), и склон рифа бесструктурного рифа (б - риф у о-ва Мун). Провинция Кхань Хоа, южный Вьетнам

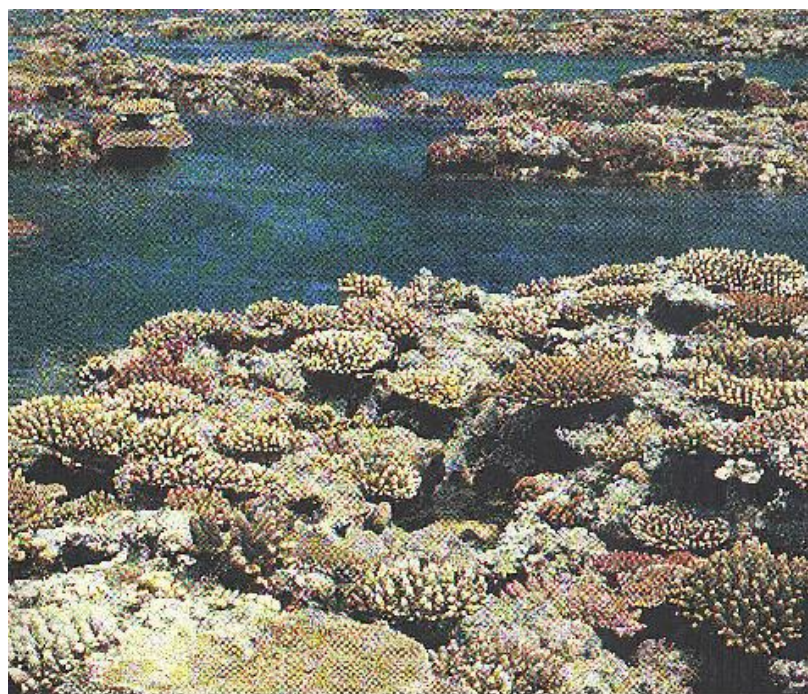


а



б

Рис. 4. Внешний вид (а) и коралловое сообщество лагуны (б)



а



б

Рис. 5. Риффлет (а) и гребень рифа (б)



а



б

Рис. 6 Общий вид на участок склона рифа (а) и зону (б) ложбин и гребней (система баттресс)

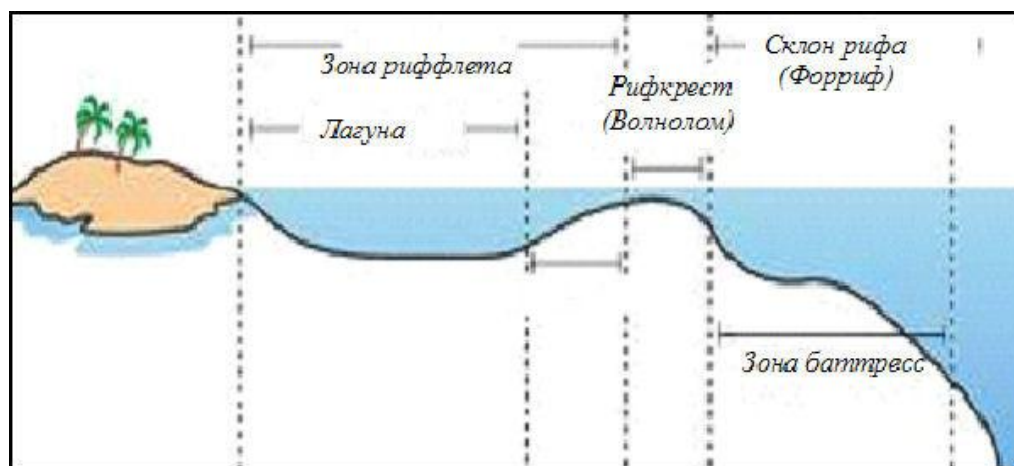


Рис. 7. Схематический профиль рифа. Морфологическая и трофическая зональность. Объяснение в тексте.

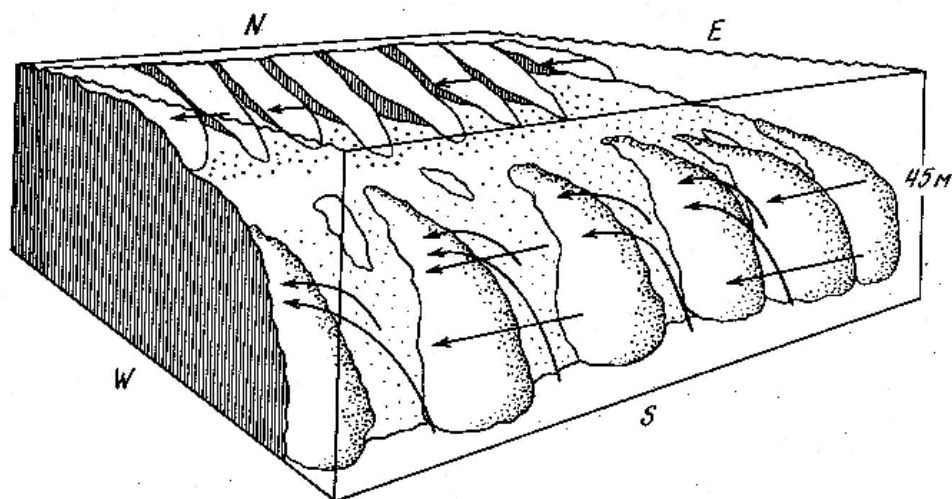


Рис. 8. Векторы течений на внешнем склоне рифа в зоне гряд и каналов (по: Roberts et al., 1975), латинскими буквами обозначены стороны света

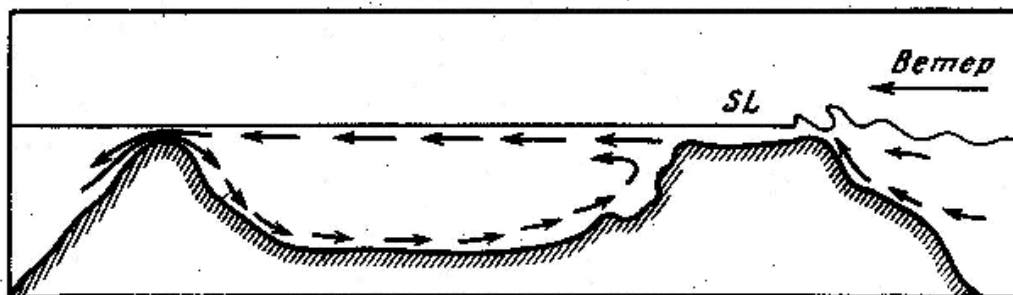


Рис. 9. Схема направления течений в лагуне атолла (по: Arx, 1948)

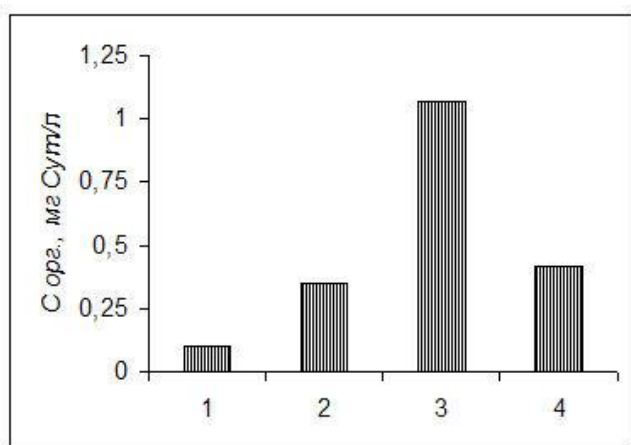


Рис. 10. Содержание взвешенного органического вещества в пробах воды, взятых в открытом океане и в различных зонах над рифом. 1 - открытый океан, 2 - несколько км от рифа, 3 - риффлет, 4 – лагуна, (по: Сорокин, 1990)

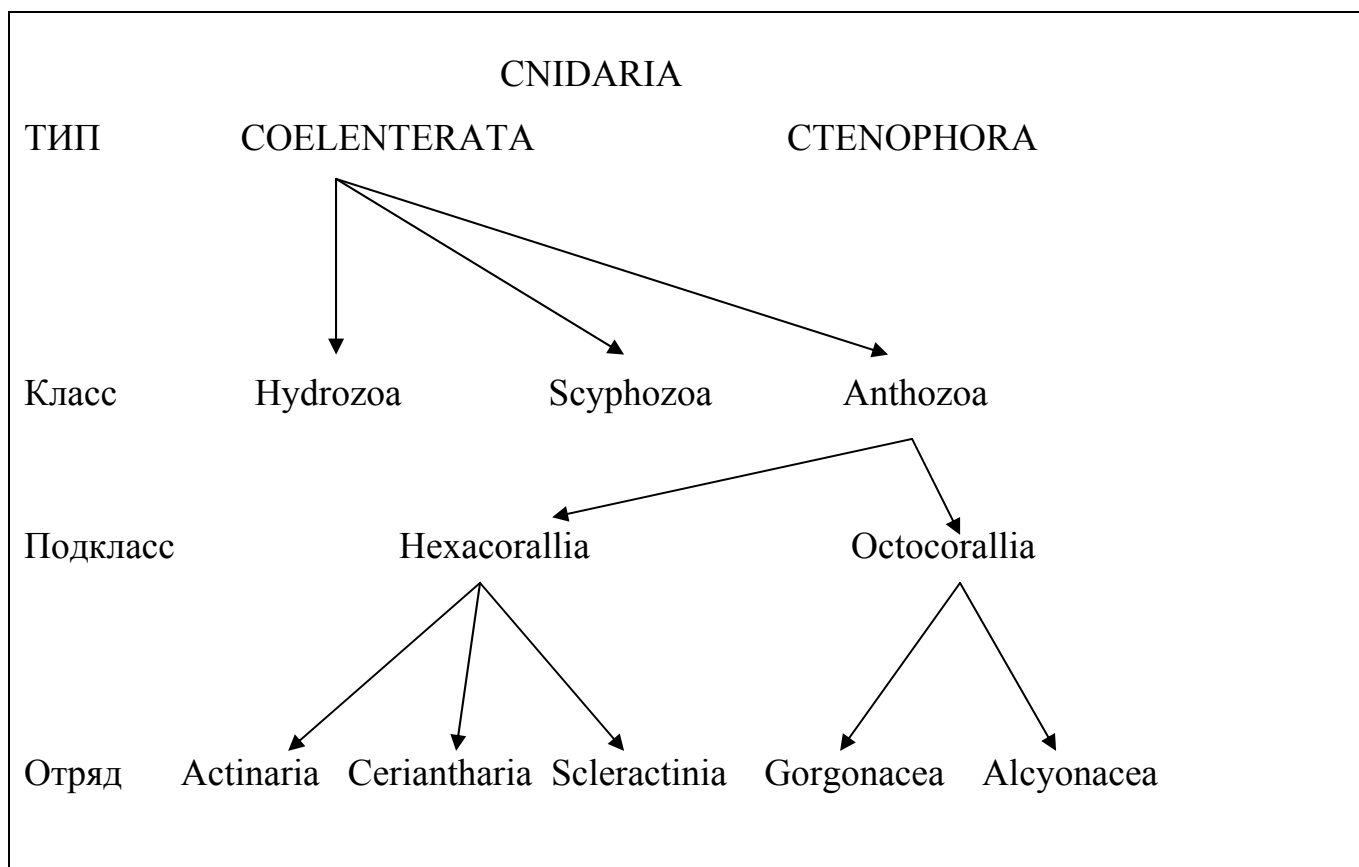


Рис. 11. Схема классификации книдарий

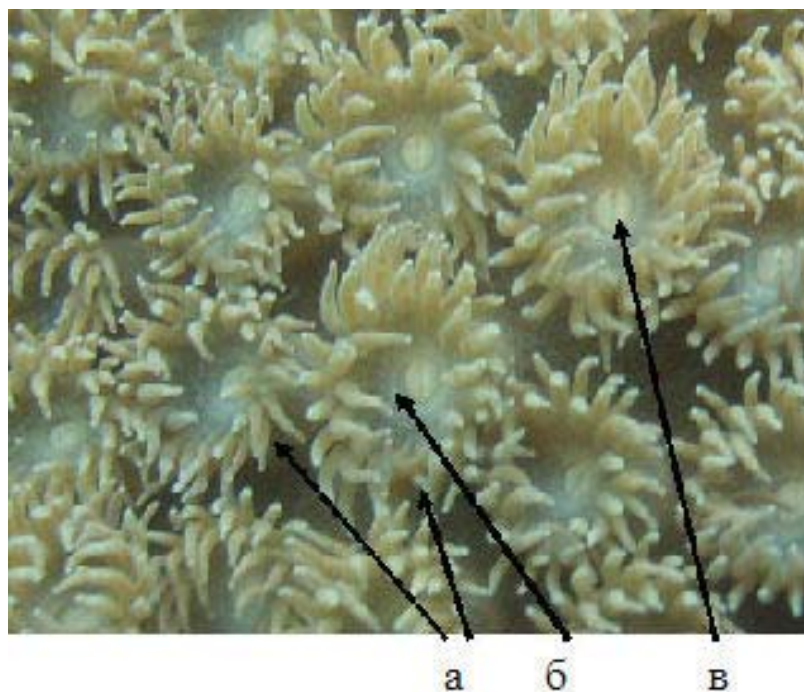


Рис. 12. Строение полипов: а - щупальца, б - ротовой диск, в - рот

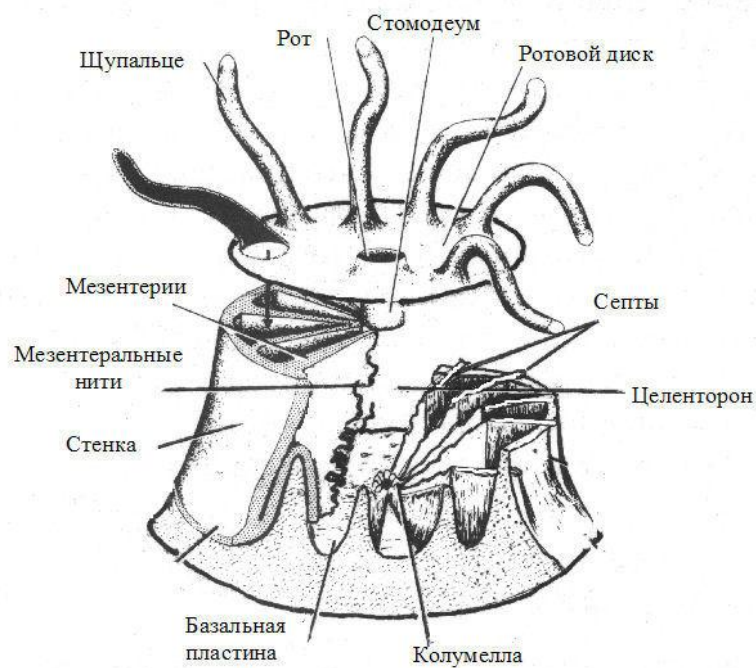


Рис. 13. Схема строения коралла

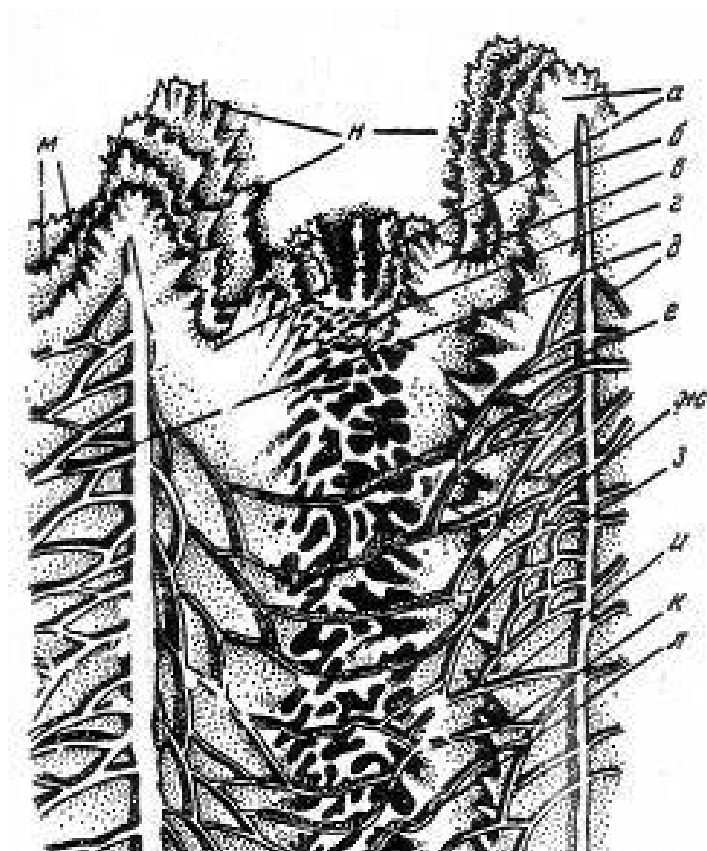


Рис. 14. Скелетные элементы кораллита

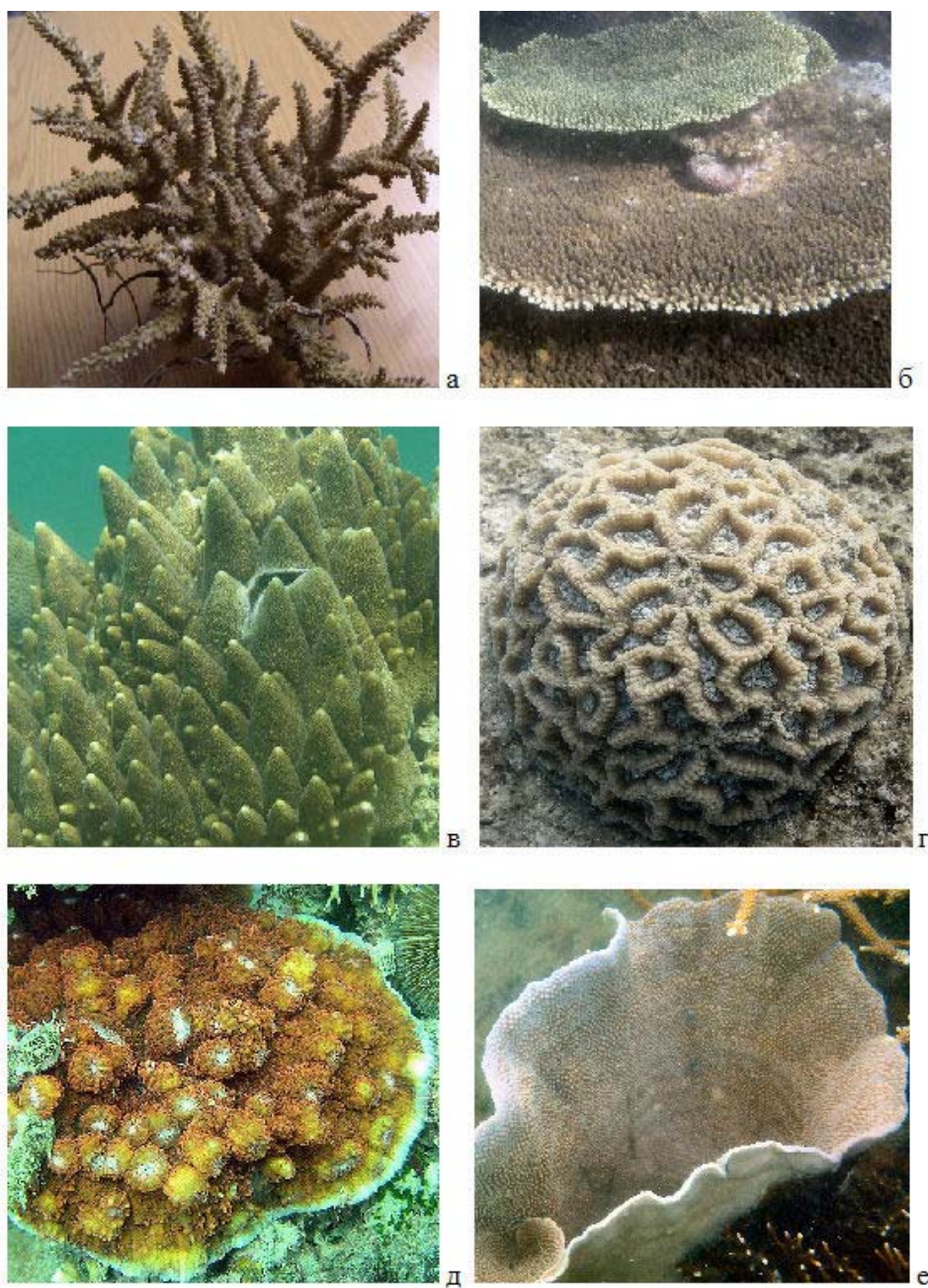


Рис. 15. Формы колоний склерактиний: а - ветвистая (*Acropora microphthalma*), б - пластинчатая (*A. cytherea*), в - дигитатная (*A. monticulosa*), г - массивная гемисферическая (*Oulophyllia bennettiae*), д - корковая (*Micedium elephantotus*), е - воронковидная (*Turbnaria reniformis*)

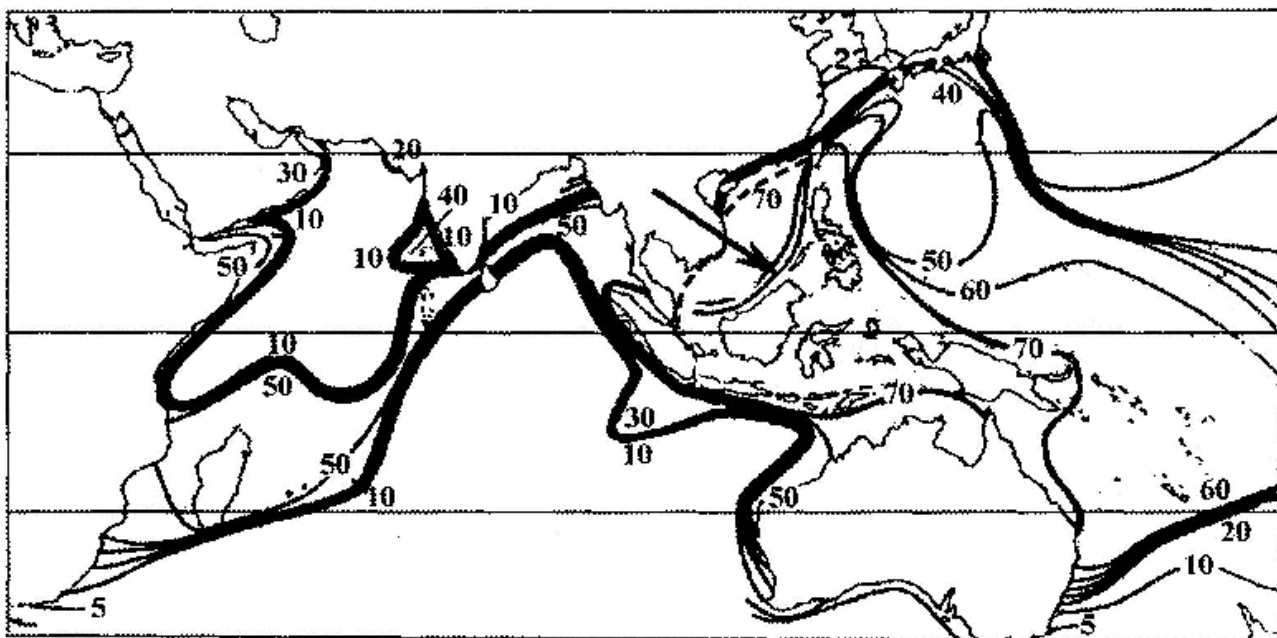


Рис. 16. Карта-схема изолиний родového разнообразия рифообразующих склерактиний в различных регионах Индопацифики (частично по: Veron, 1995). Пунктиром обозначена новая граница изолинии распространения 70 родов, стрелкой - прежняя ее граница.

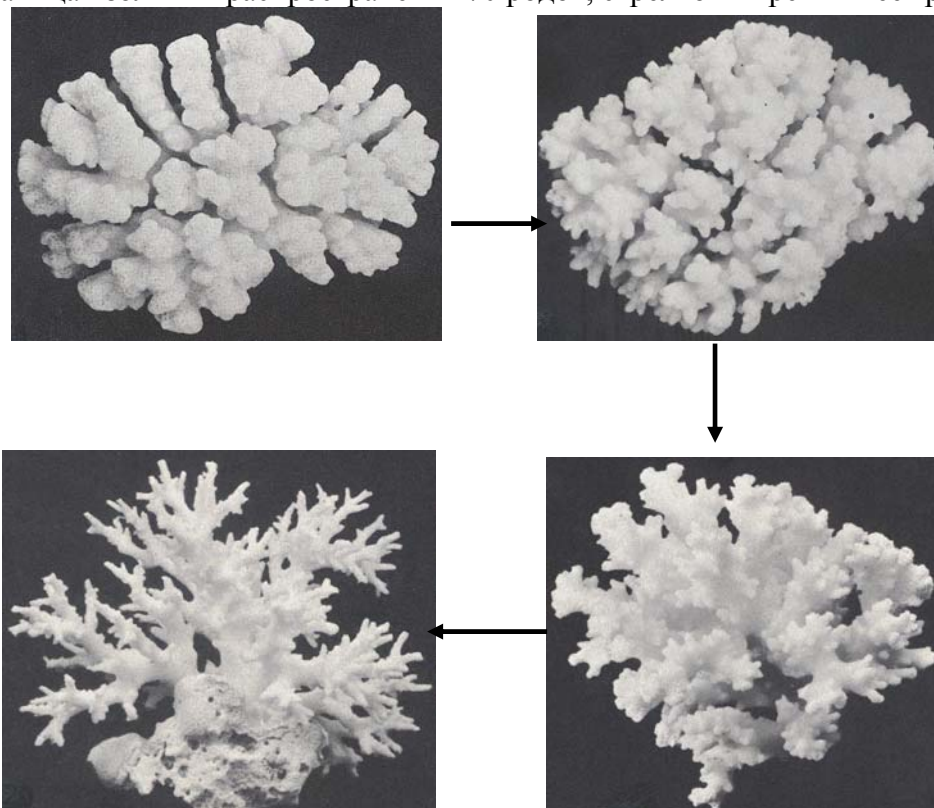


Рис. 17. Различные формы колоний одного и того же вида *Pocillopora damicornis* в зависимости от места обитания. Верхняя левая - турбулентные воды мелководья, нижняя левая - спокойные воды основания склона рифа

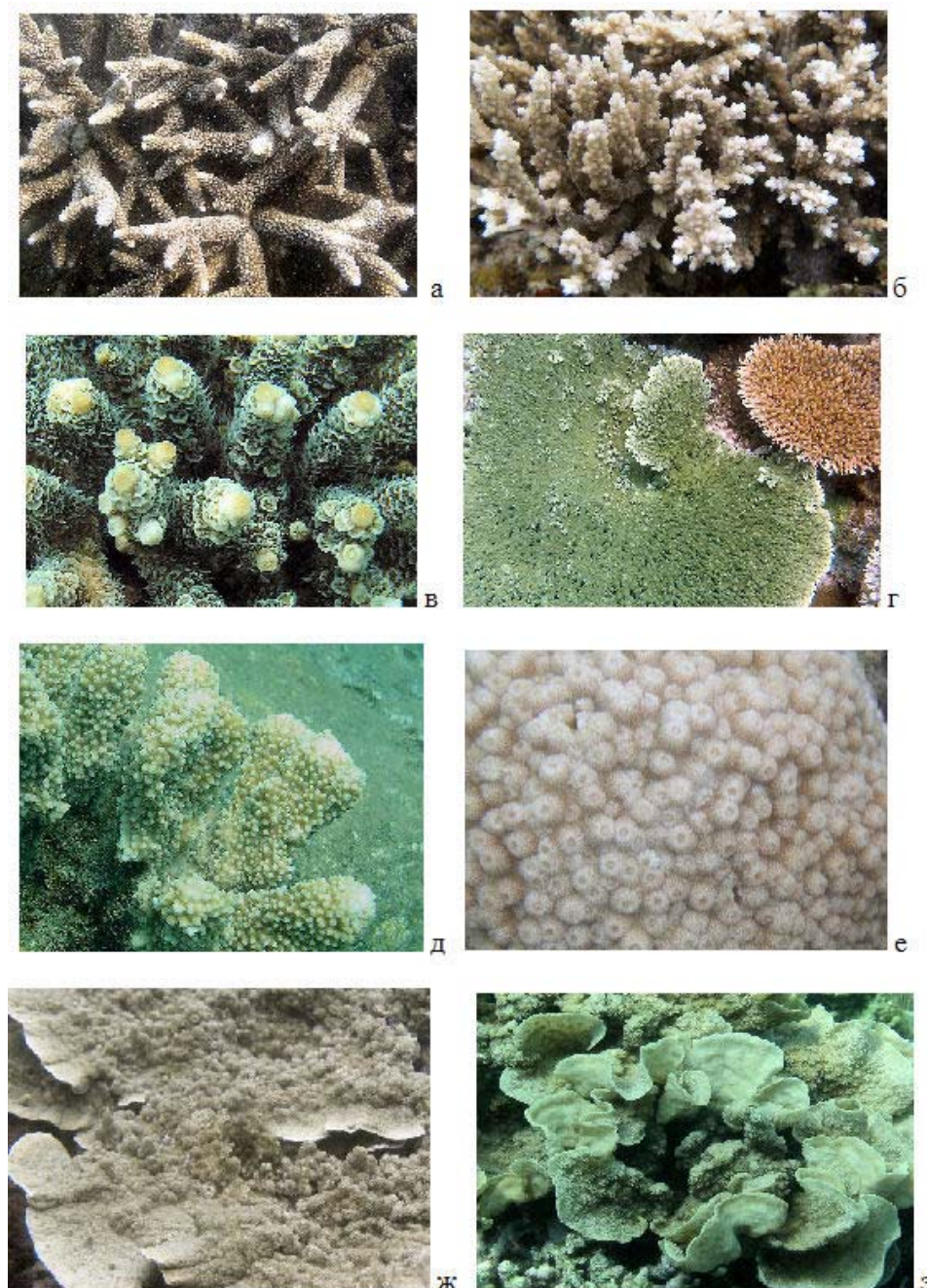


Рис. 18. Различные виды акропорид. а - *A. formosa*, б - *A. valida*, в - *A. gemmifera*, г - *A. hyacinthus*, д - *Isopora palifera*, е - *Astreopora ocelata*, ж - *Montipora hispida*, з - *M. aequituberculata*

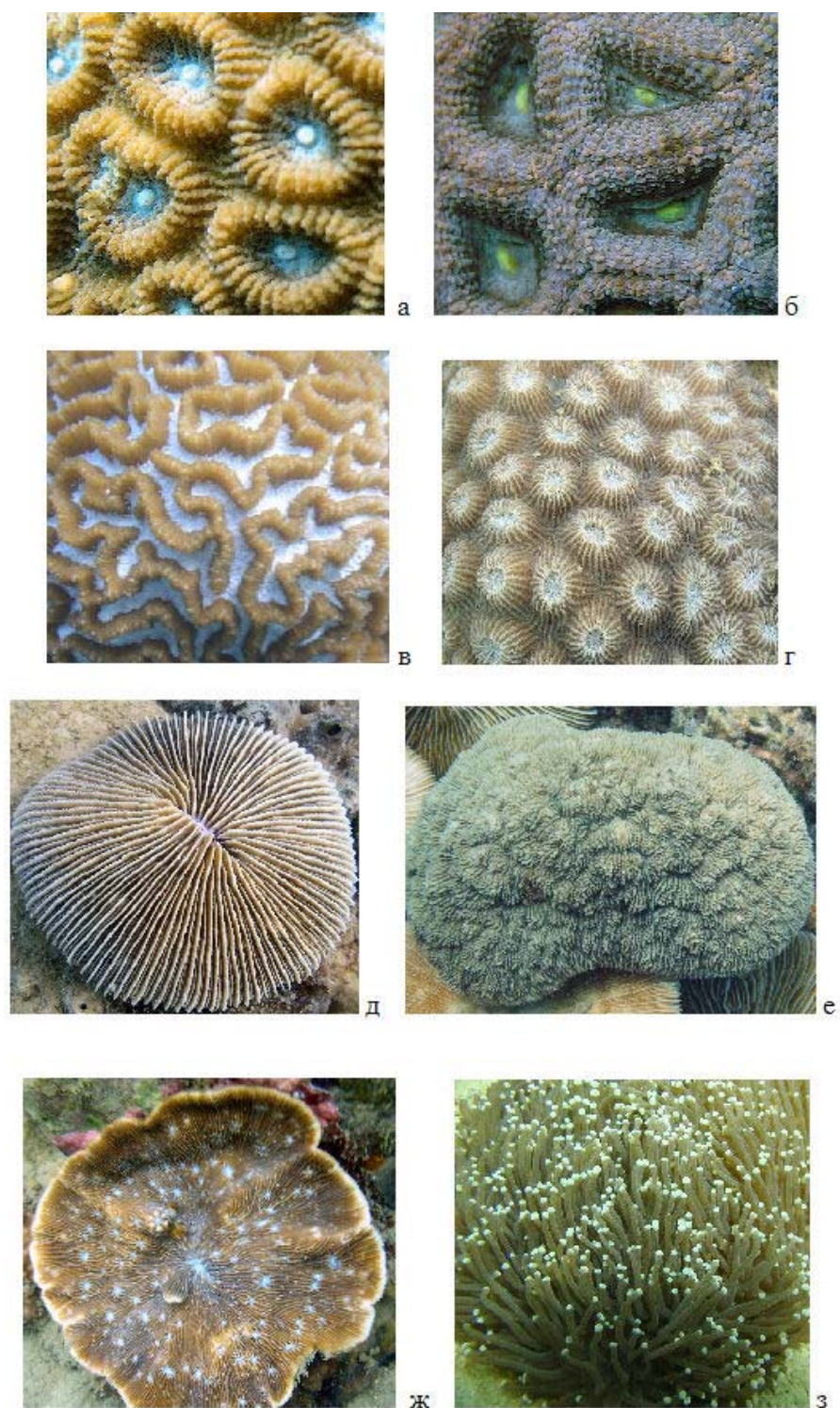


Рис. 19. Различные виды фавиид: а - *Favia speciosa*, б - *Favites flexuosa*, в - *Platygyra lamellina*, г - *Diploastrea heliopora* и фунгиид: д - *Fungia fungites*, е - *Sandalolitha robusta*, ж - *Lithophyllon undulatum*, з - *Heliofungia actiniformis*



Рис. 20. Различные виды поритид: а - *Porites lobata*, б - *P. nigrescens*, в - *Goniopora lobata*, г - *Alveopora allingi*, д - *P. lobata* (микроатолл), е - *P. attenuata*

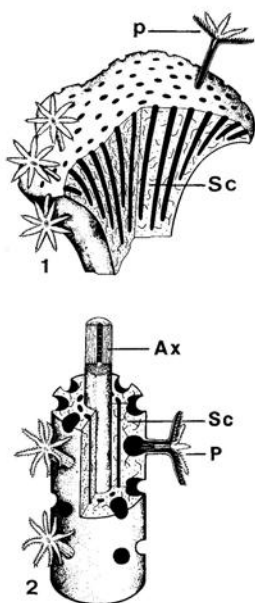


Рис. 21. Схематическое строение альционарии -1 и горгонарии - 2. Ах - роговой осевой скелет, Р - полип, Sc - склеритная цененхима, (частично по: Grasshoff, 1981)

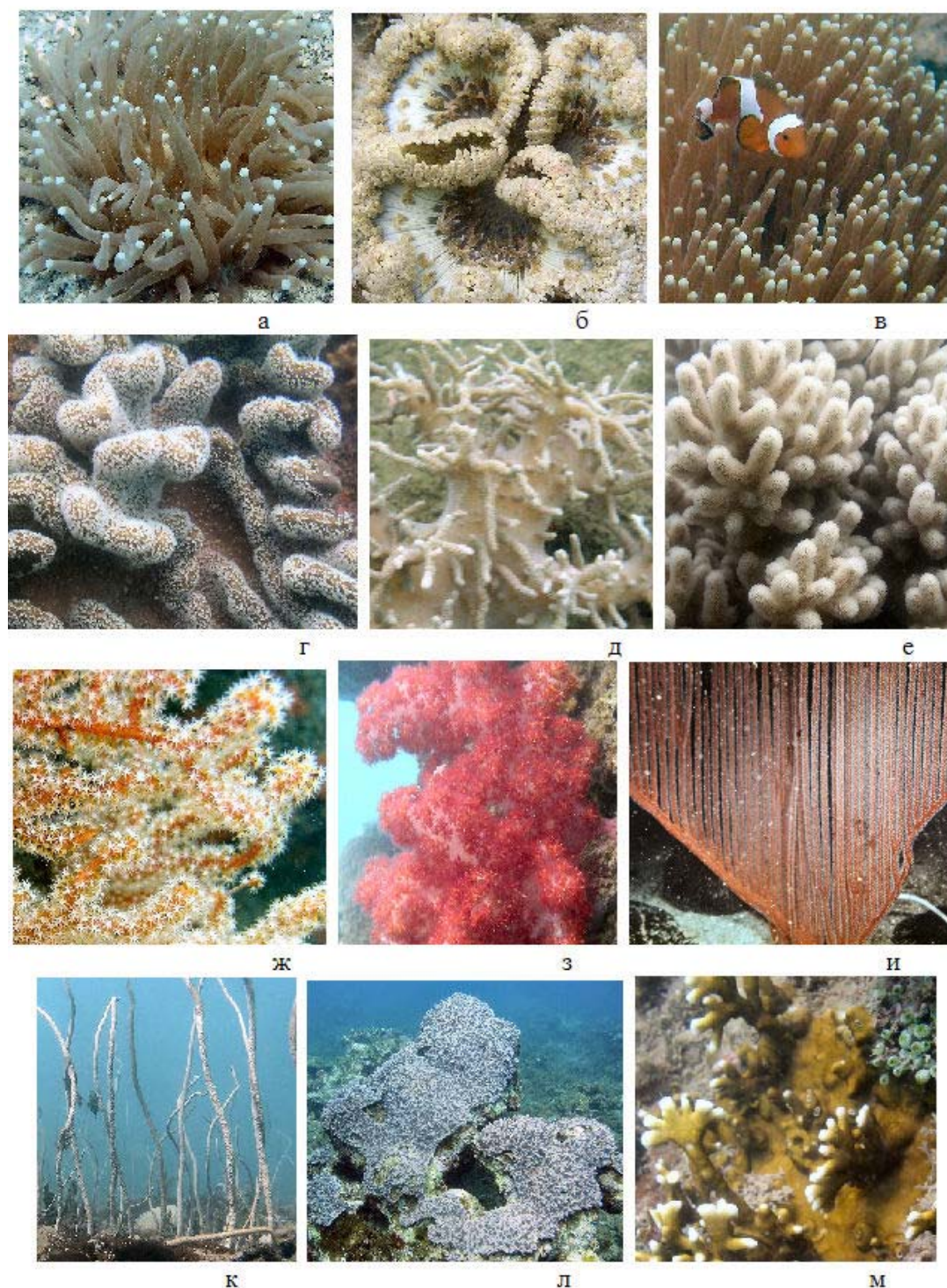


Рис. 22. Различные виды: актиний (а-в), мягких кораллов г - *Lobophytum pauciflorum*, д - *Sinularia flexibilis*, е - *S. polydactyla*), горгонарий ж – *Mopsella ellisi*, з – *Dendronephthya klunzingeri*, и – *Ctenocella pectinata*, к- *Junceella fragilis*); л – сплошное покрытие субстрата синулярией, м- гидроид (жгучий коралл) *Millepora dichotoma*



Рис. 23. Различные виды губок. а-б - *Microcionia* sp., в - *Aplisira* sp., г - *Callyspongia* sp., д - *Xestospongia* sp., е - *Scyphea* sp.

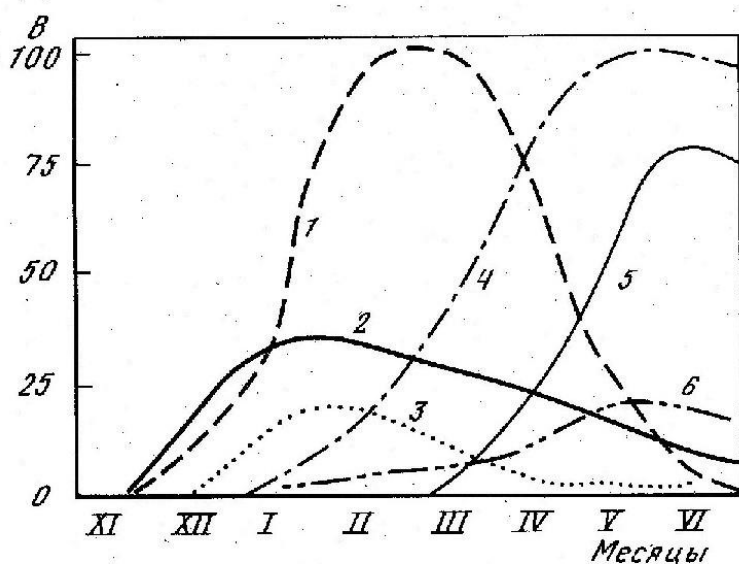


Рис. 24. Сезонные изменения качественного состава фитоценоза макрофитов на примыкающем рифе у Эйлата (Красное море). 1 - *Sargassum dentifolium*, 2 - *Cystoseria myrica*, 3 - *Colpomena sinuosa*, 4 - *Stypopodium zonale*, 5 - *Turbinaria eilatensis*, 6 - *Liagora turneri* (по: Benayhu, Loya, 1977)

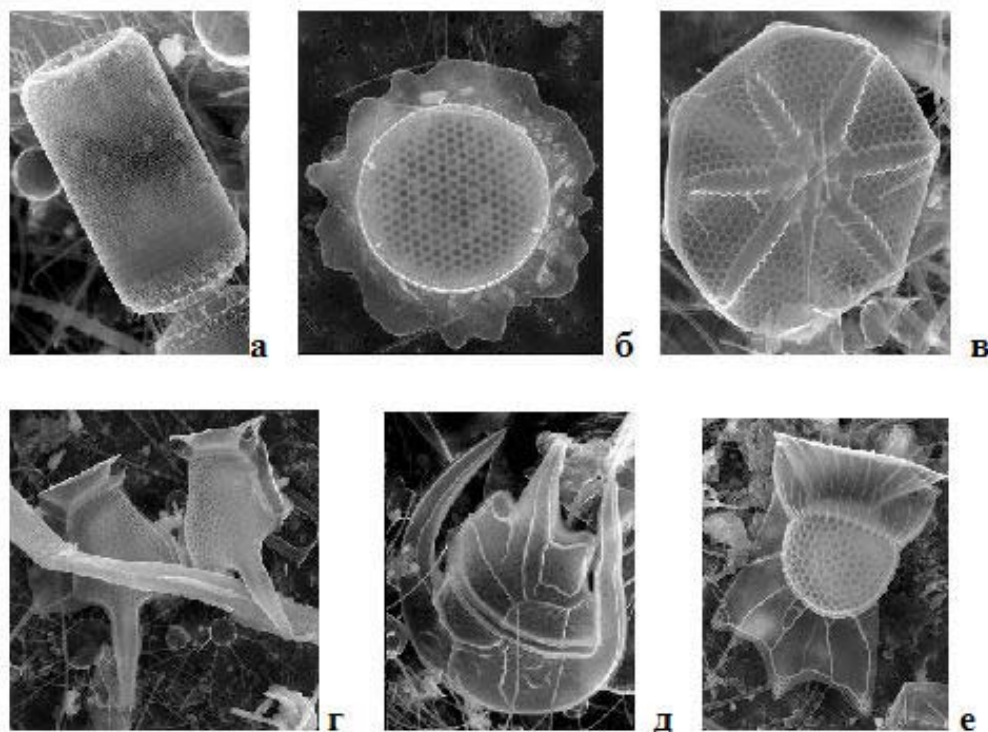


Рис. 25. Различные виды диатомей (а-в) и динофлагеллят (г-е) планктона Южно- Китайского моря : а - *Lauderia annulata*, б - *Thalassiosira* cf. *bipartita*, в - *Asteromphalus heptactis*, г - *Dinophysis caudata*, д - *Ceratium limulus*, е - *Ornithocercus magnificus*



Рис. 26. Различные виды морских водорослей: а - *Halimeda discoidea*, б - *Caulerpa racemosa*, в - *C. lamourouxii*, г - *Padina australis*, д - *Asparagopsis axiformis*, е - *Chnoospora implexa*, ж - *Turbinaria ornata*, з - *Sargassum quinhonense*, и - *Litotamnium* sp., к - *Avrainviellea* sp., л - *Halophila ovalis*



Рис. 27. Волнолом рифа, заросший различными корковыми известковыми водорослями (по: Veron, 1986)



а



б

Рис. 28. Корни мангровых деревьев (а) и их плоды (б)

Морская фауна

Мангровая фауна

Наземная фауна



Рис. 29. Схематическое распределение различных типов фауны мангровых зарослей

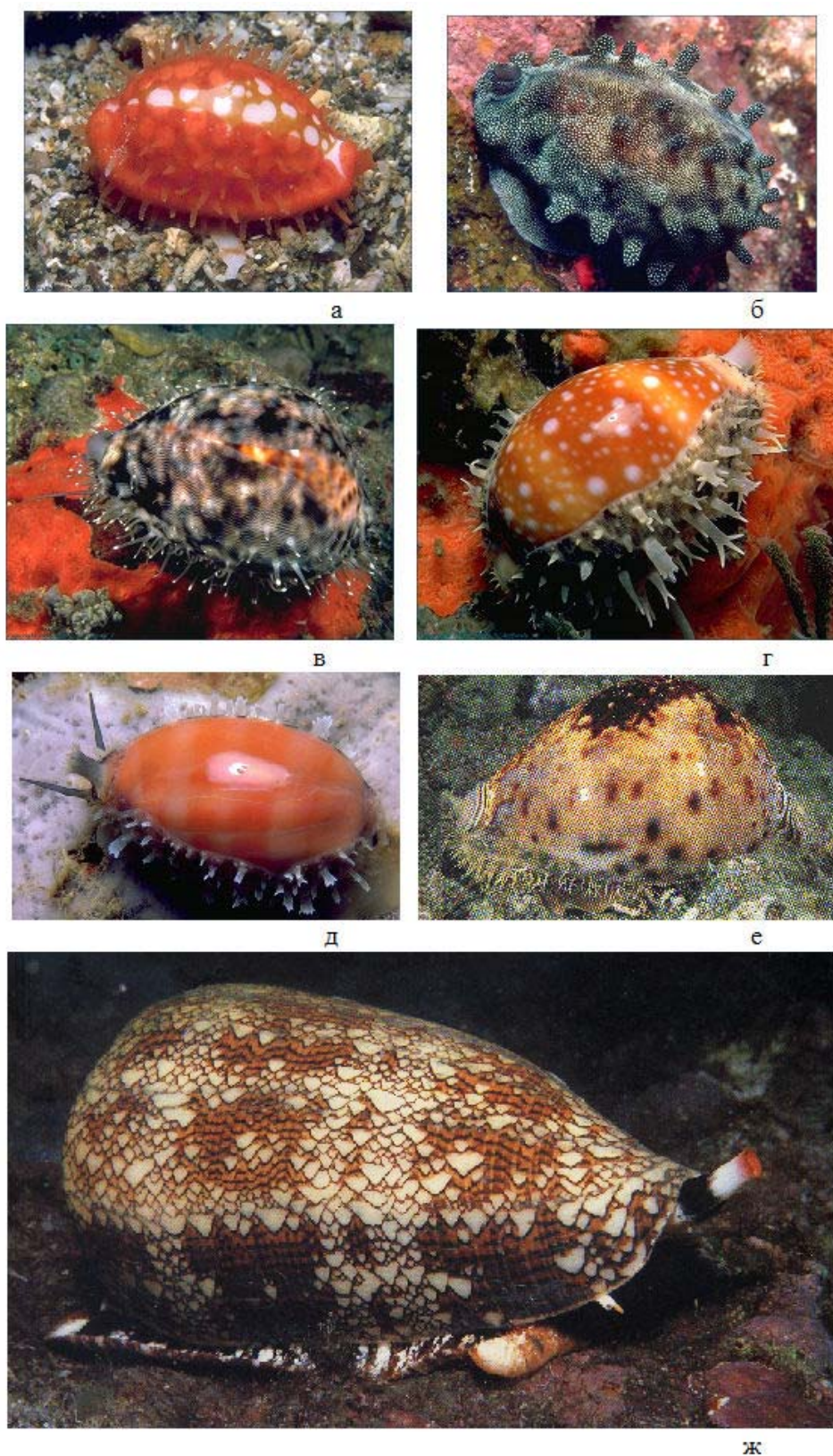


Рис. 30. Гастроподы: а - *Cypreae cribraria*, б - *C. talpa*, в - *C. tigris*, г - *C. vitellus*, д - *C. carneola*, е - *C. valentia*, ж - *Conus textile*



а



б



в



г

Рис. 31. Коллекционные гастроподы: а - *Charonia tritonis*, б - *Lambis lambis* спинная, в - брюшная стороны, г - *Harpa articularis*



Рис. 32. Моллюски: а - *Pinna attenuata*, б - *Lopha cristagalli*, в - жемчужница *Pinctada margaritifera*, г - *Spondilus* sp., д - *Ovula ovum*, е-ж - *Tridacna crocea*



Рис. 33. Голожаберные моллюски: а -б - *Gymnodoris ceilonica*, в-г - *Chloromodoris* sp.1 и sp. 2, д - *Phyllidia bourguini*, е - *Ph. varicosa*, ж - “испанская танцовщица” *Hexabranchus sanguinensis*, и з - ее кладка



Рис. 34. Самый крупный двустворчатый моллюск *Tridacna gigas*

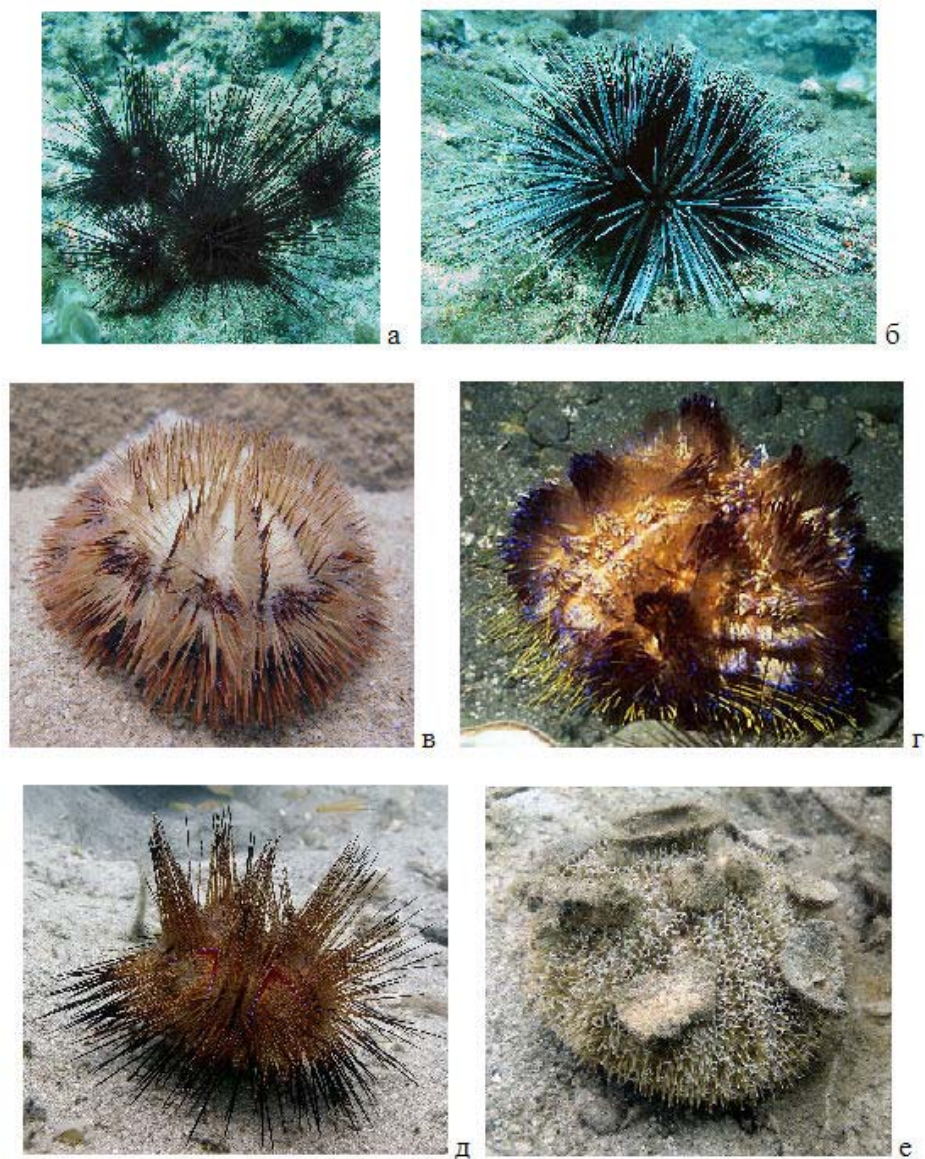


Рис. 35. Морские ежи: а - *Diadema setosum*, б - *Echinotrix diadema*, в - *Astenospyga* sp., г - *Tripneustes* sp., д - *Astenosoma* sp., е - *Toxopneustes pileolus*



Рис. 36. Морские звезды: а-б - *Culcita novaeguineae*, в - *Pentagonaster* sp., г - *Choriaster granulatus*, д - *Linckia laevigata*, е - *Acanthaster planci*, ж - *Protoreaster lincki*



Рис. 37. Морские лилии: а - *Comatula* sp., б - *C. pectinata*, в - *Nemaster* sp., г - ?*Comanthus* sp., д - *Antedon* sp., е - *Oxycianthus bennetti*



Рис. 38. Голотурии: а - *Holothuria edulis*, б - *Colochuris robustus*, в - *Parastichopus* sp., г - *Bohadschia graffei*, д - *H. atra*, е - *Synapta maculata*

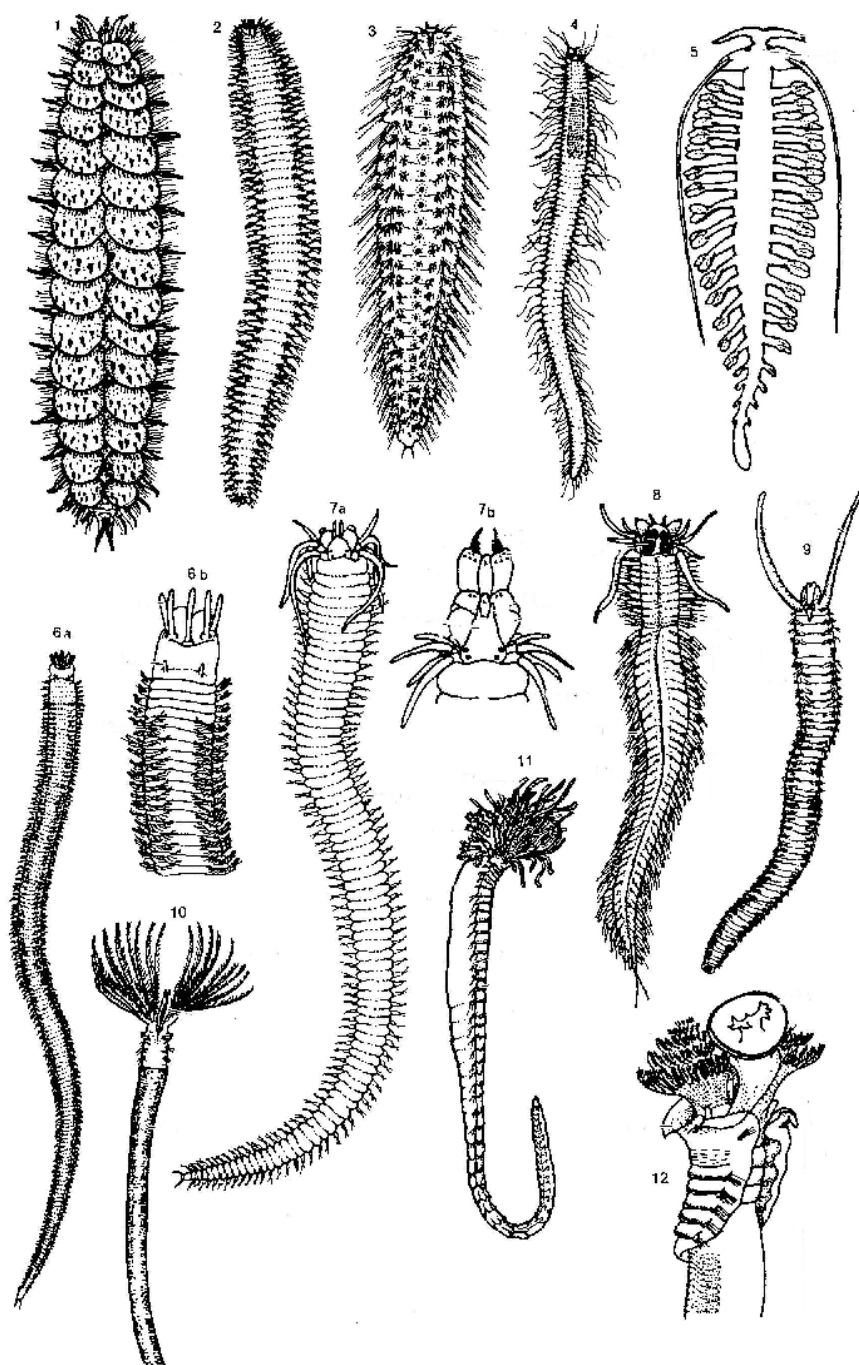


Рис. 39. Полихеты: 1 - *Harmothoe* sp., 2 - *Eurythoe complanata*, 3 - *Chloeia flava*, 4 - *Syllida* sp., 5 - *Tomopteris* sp., 6 - *Eunice* sp., 6a- ее голова, 7 - *Nereis* sp., 7a- его голова и челюсти, 8 - *Heterodrilus* sp., 9 - *Polydora* sp., 10 - Sabellidae, 11 - Terebellidae, 12 - *Spirobranchus giganteus*



Рис. 40. Венчики трубчатых полихет: а - *Spirobranchus giganteus*, б - *S. spallanzani*, в - *Bispira volutacornis*

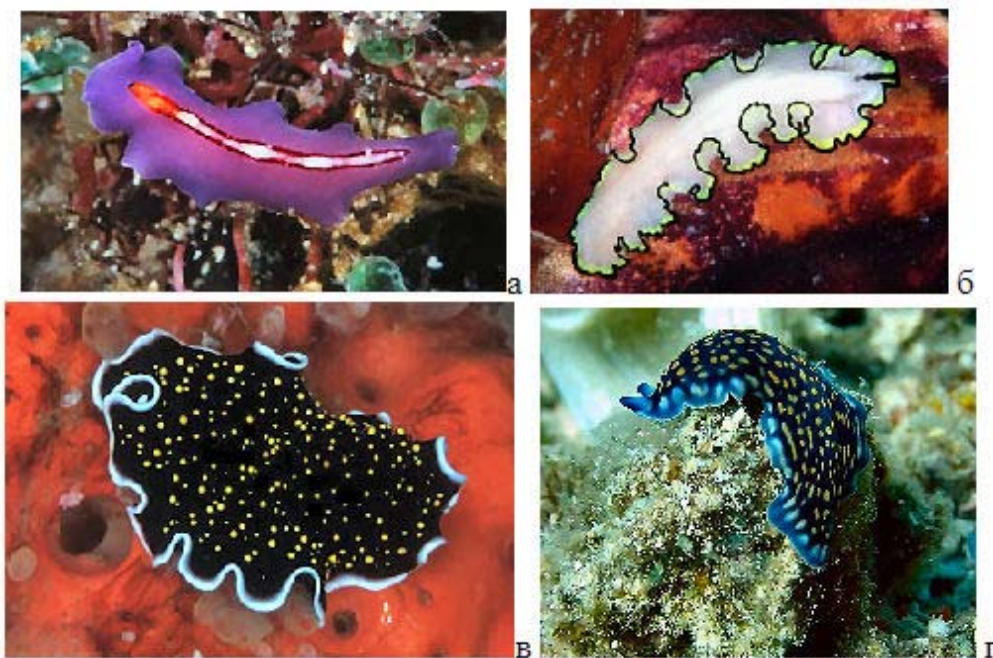


Рис. 41. Плоские черви: а - *Pseudoceros bifurcus*, б - *Pseudoceros* sp., в - *Thysonozoon* sp., г - *P. aff. pardalis*

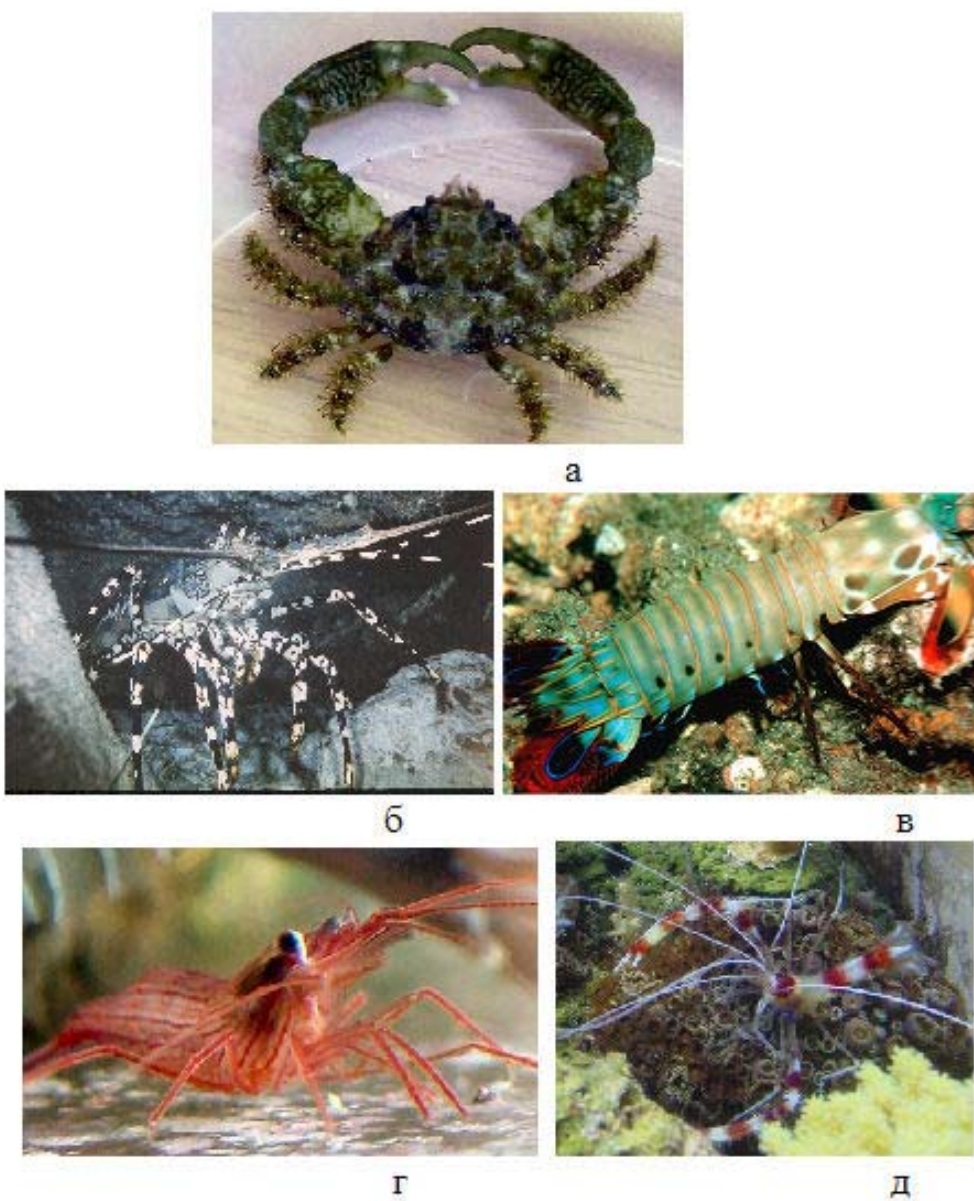


Рис. 42. Различные виды ракообразных: а - изумрудный краб *Pilumnus*, б - скальный лангуст *Palinus*, в - рак-богомол *Odontodactylus*, г - мятная креветка *Parapandulus*, д - коралловая креветка-чистильщик

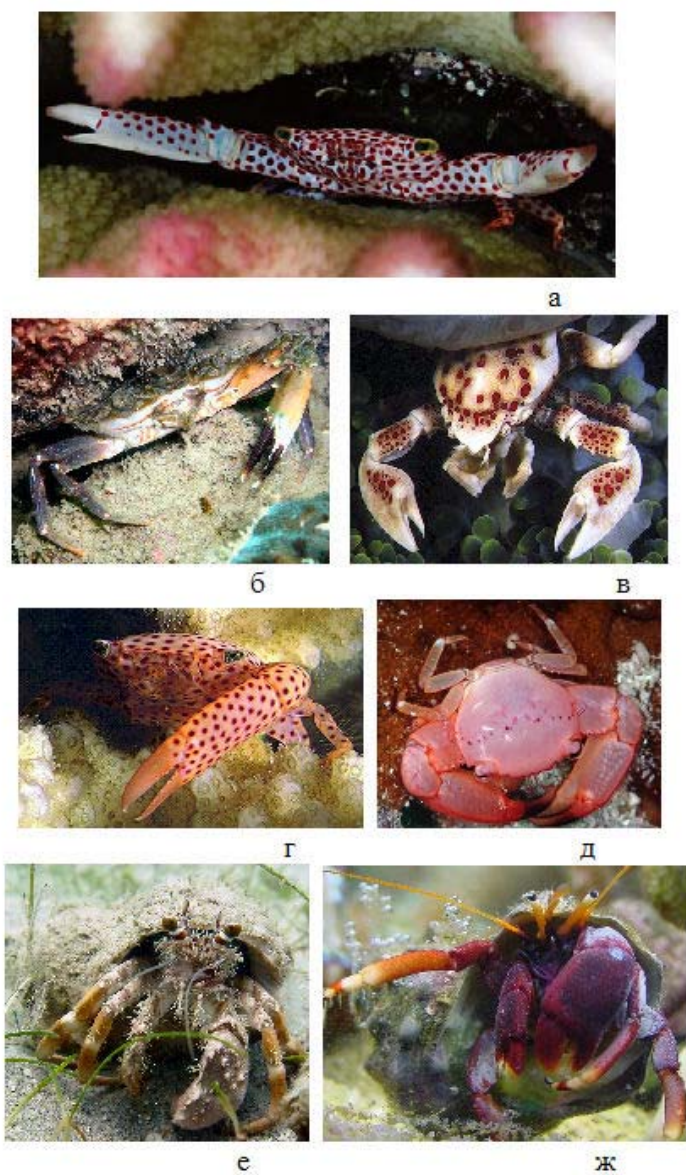


Рис. 43. Различные крабы, обитающие в кораллах и актиниях (а-г) и раки-отшельники (е, ж)

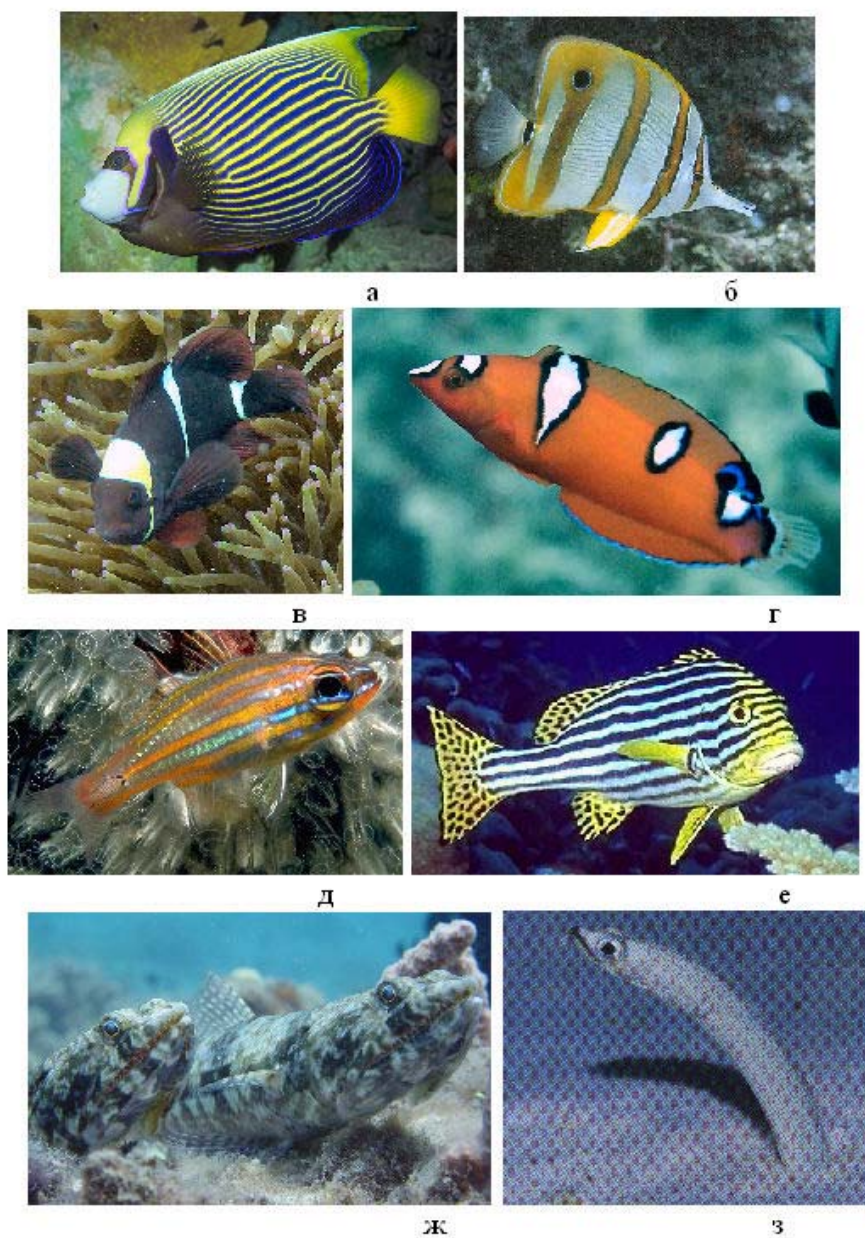


Рис. 44. Рифовые рыбы: а - рыба-ангел, б - рыба-бабочка, в - рыба-клоун, г - рыба-красотка, д - кардинал, е - окунь, ж - рыба-ящерица, з - садовый угорь

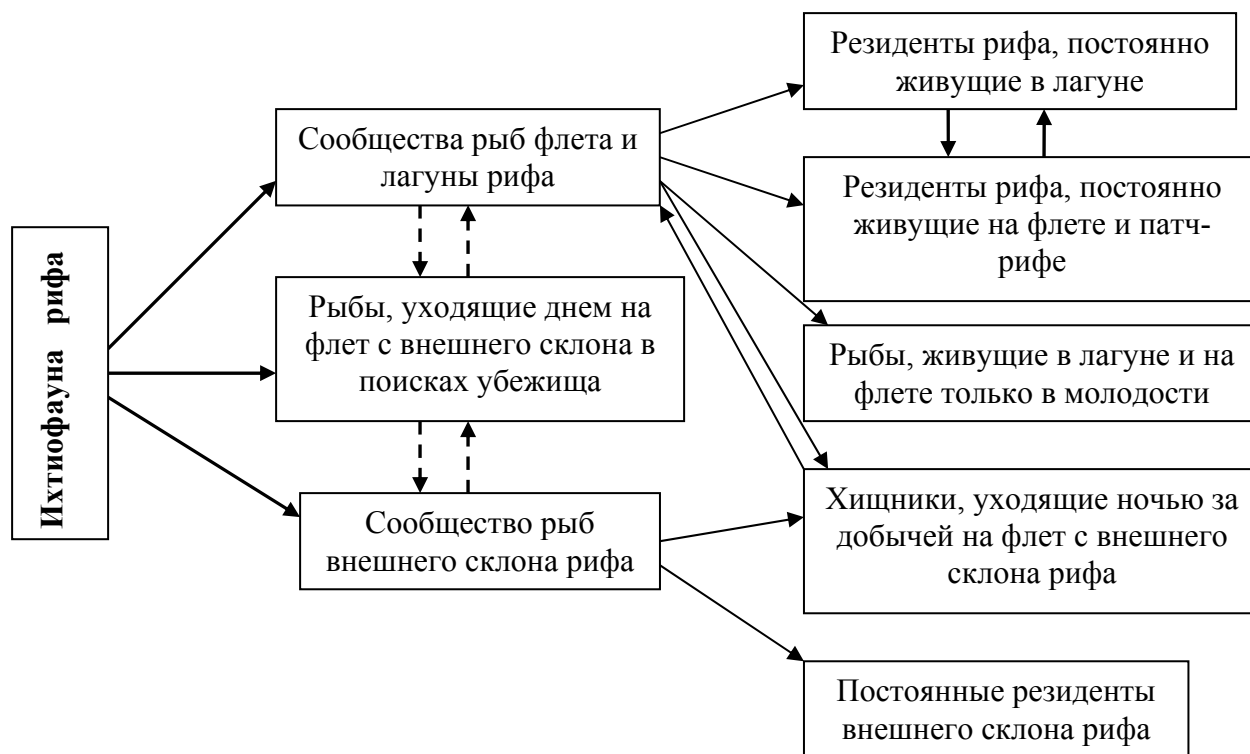


Рис. 45. Схема взаимоотношений основных экологических группировок рыб кораллового рифа; сплошные стрелки – пищевые миграции рыб, пунктирные

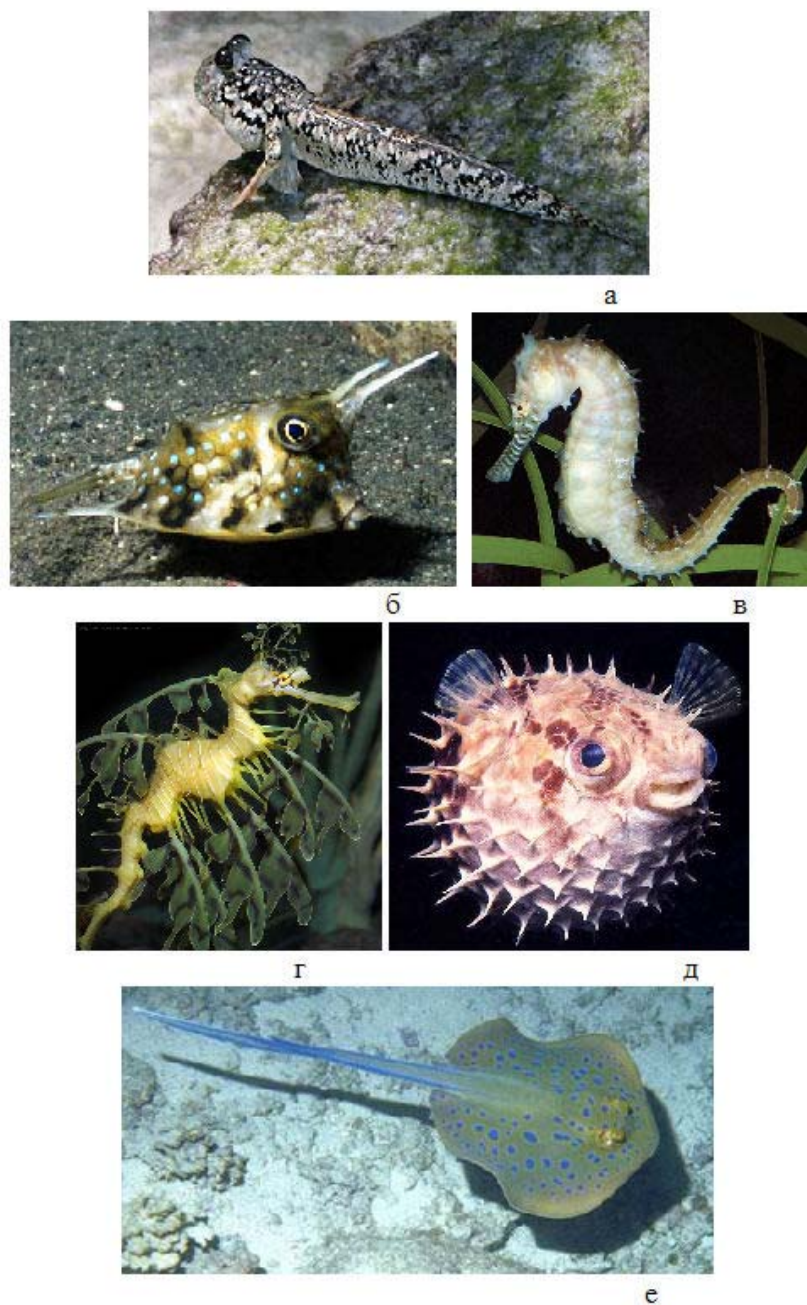


Рис. 46. Специализированные рифовые рыбы: а - листый прыгун, б - рыба-коровка, в-г - морские коньки, д - рыба-еж, е - голубой скат, наиболее опасный из всех скатов (частично по: Steene, 1990)

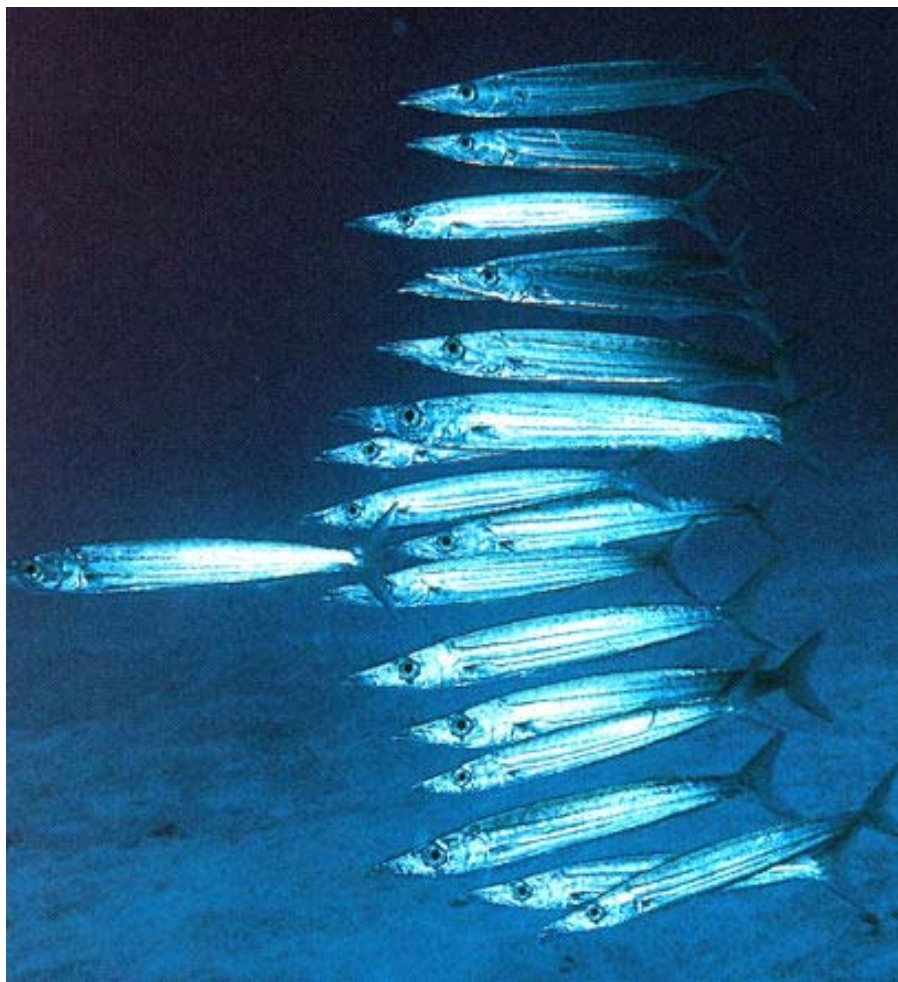


Рис. 47. Стая барракуд

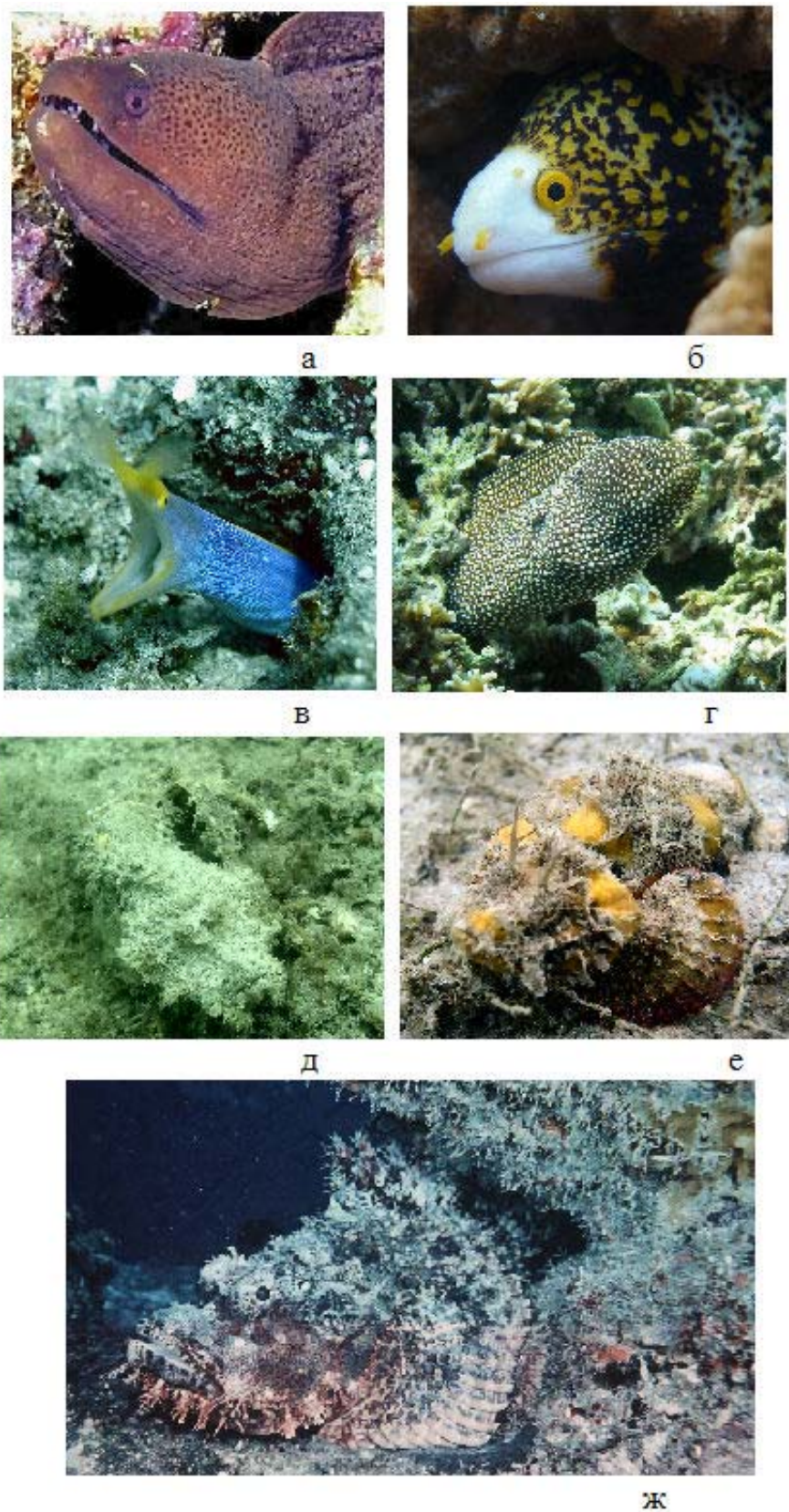


Рис. 48. Различные виды мурен (а-в) и скорпеновых рыб (г -е)

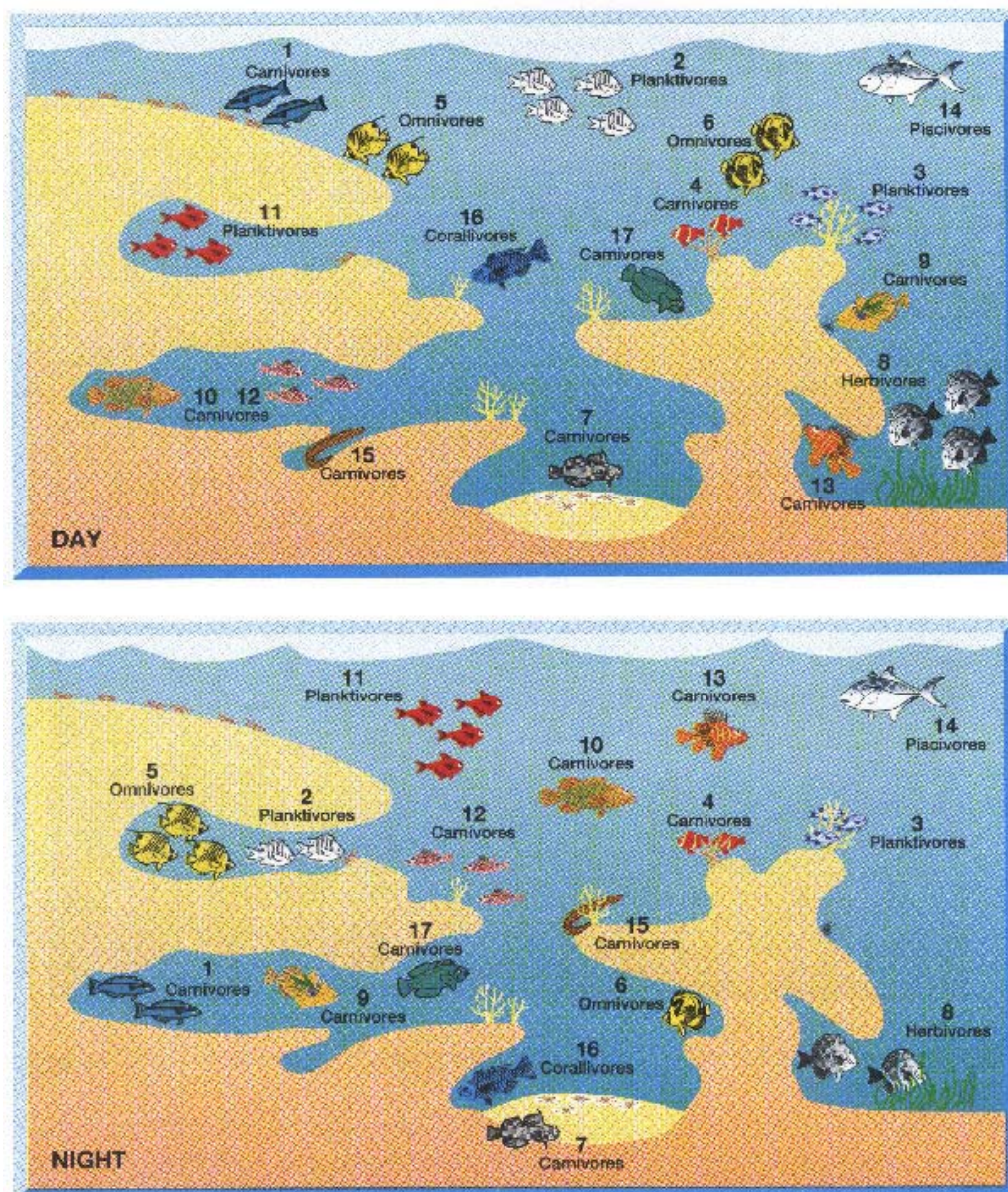


Рис. 49. Схема суточных миграций коралловых рыб. 1- *Pseudojuloides cerasinus* (губан), 2 - *Abudefduf sexfasciatus* (рыба-красотка), 3 - *Pomacentrus pavo* (голубая красотка), 4 - *Amphiprion chrysopterus* (амфиприон), 5 - *Chaetodon auriga* (рыба-бабочка), 6 - *Chaetodon lunula* (рыба-бабочка), 7 - *Blennidae* (морская собачка), 8 - *Acanthurus guttatus* (рыба-хирург), 9 - *Rhinecanthus aculeatus* (спинорог), 10 - *Epinephelus tauvina* (группер), 11 - *Pempheds oualensis* (чистильщик), 12 - *Neoniphon sammara* (рыба-солдат), 13 - *Pterois antennata* (скорпена), 14 - *Carangoides ferdau jordani* (каранкс), 15 - *Gymnothorax javanicus* (мурена), 16 - *Scarus globiceps* (рыба-попугай), 17 - *Novaculichthys taeniourus* (губан), по: Vivien, 1973

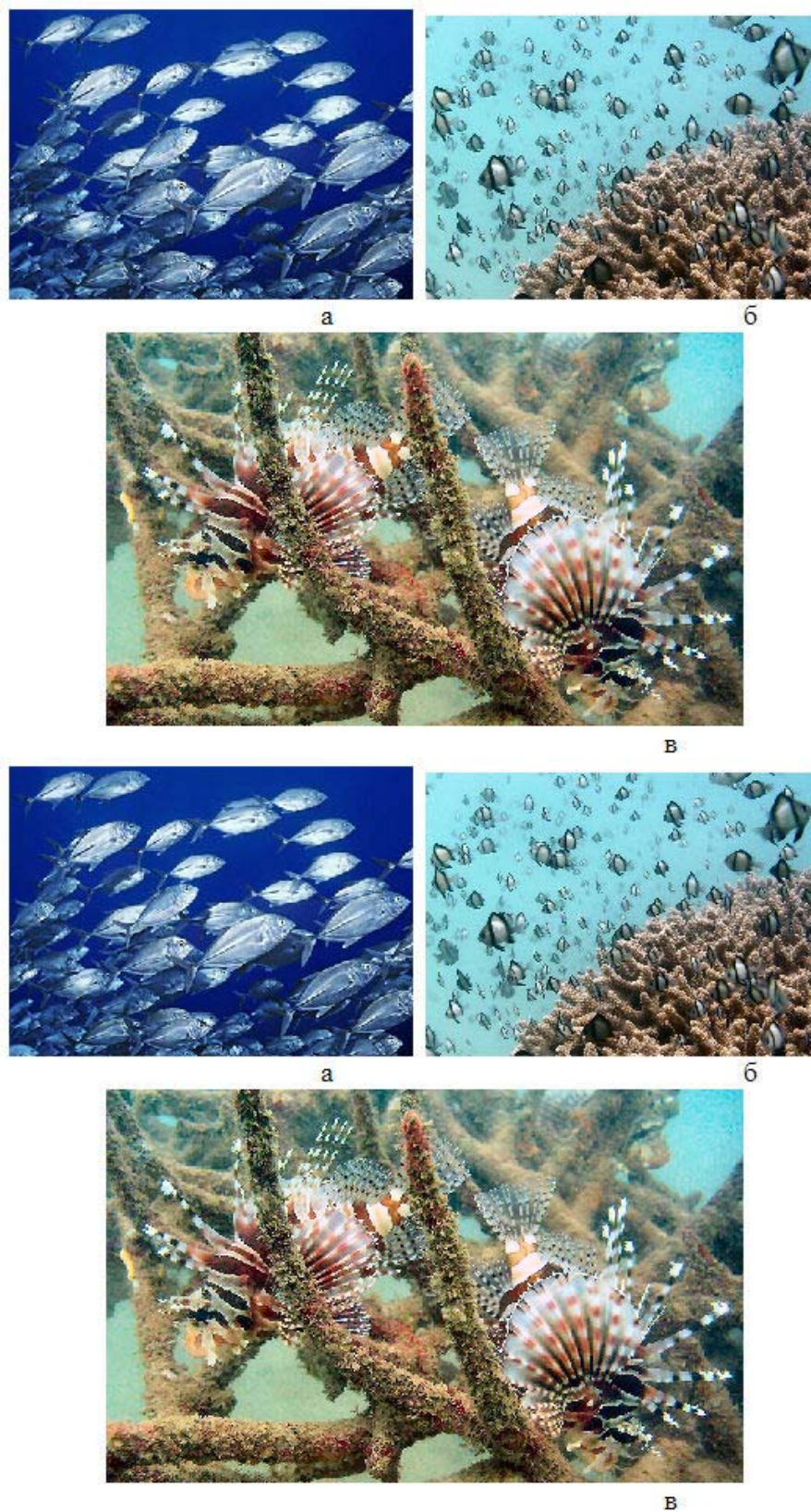


Рис. 50. Стайность (а, б) и хомминг (б, в) тропических рыб; в -рыба -крылатка *Pterios antennata* в месте обитания-засаде

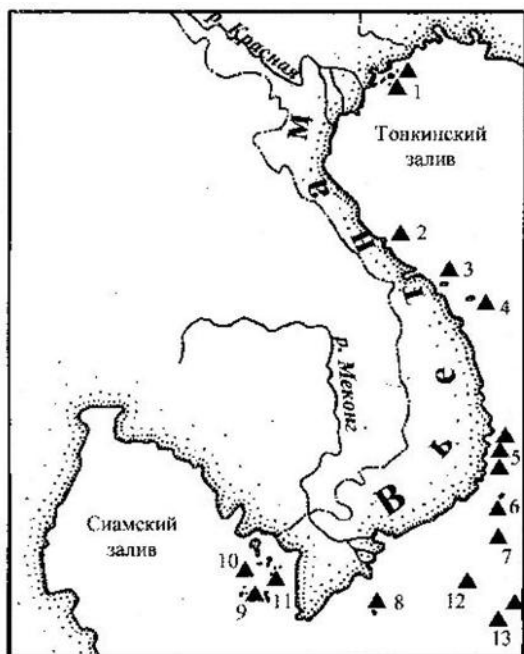


Рис. 51. Карта-схема исследованных районов. 1- арх. Байтылонг, 2 - о-в Зе, 3 - м. Дананг, о-ва Куало Чам, 4 - о-в Ре, 5 - рифы провинции Кхань Хоа, 6 - о-в Тху, 7 - о-ва Катуик, 9 - о-в Тхотю, 10 - арх. Антхой, 11- о-ва Намзу, 12 - банки Роял Бишоп, Астролаб, 13 - о-ва Спратли

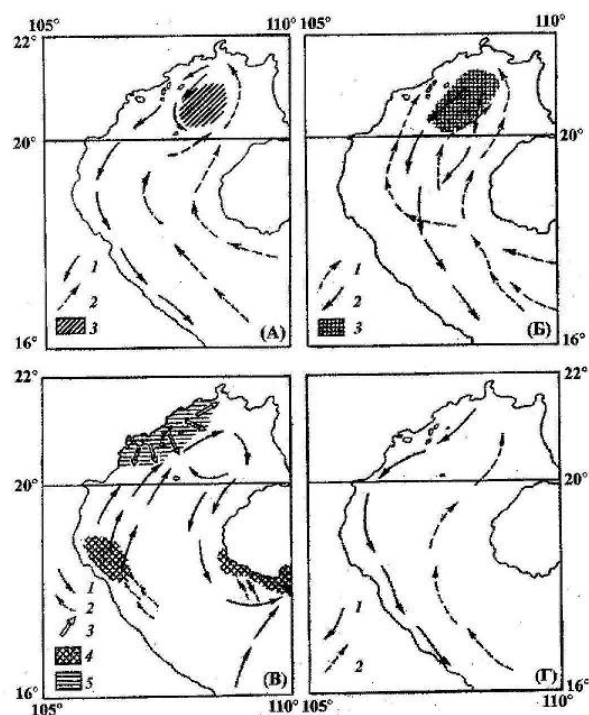


Рис. 52. Схема циркуляции вод по сезонам (по: Долгих, Шурунов, 1962). А-зима: 1 - холодный опресненный и 2 - теплый более соленый потоки, 3 - район смешения вод; Б - весна: 1- теплый поверхностный и 2- холодный придонный потоки, 3- район опускания вод в глубину; В - лето: 1- поверхностные потоки, 2- глубинные воды, 3- опресненные потоки, 4- подъем вод к поверхности, 5- район опреснения; Г – осень: 1- сгонный опресненный и 2- придонный компенсационный потоки

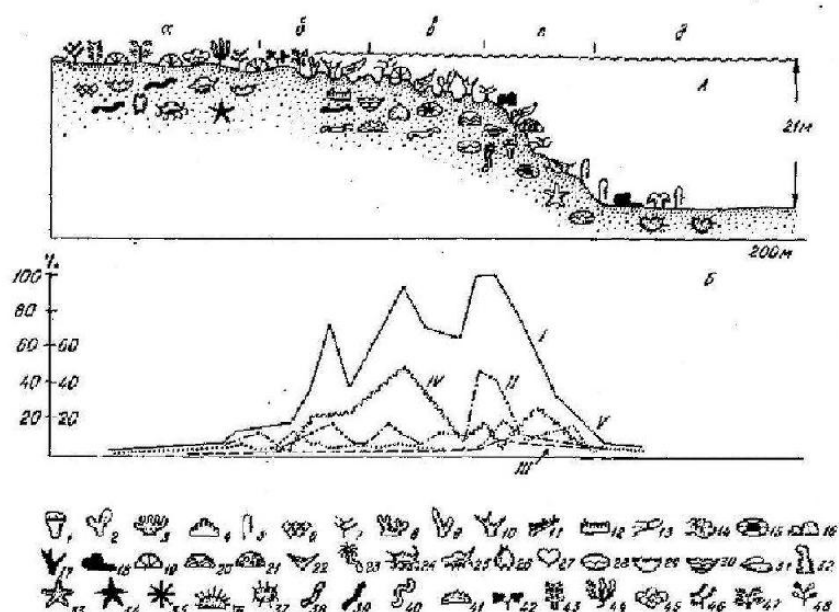


Рис. 53. Графические данные по профилю рифа, качественному и количественному учету различных аспектов его сообщества. а - лагуна, б - внутренний, в - внешний риффлет, г - склон рифа, д - предрифовая платформа; I - степень покрытия субстрата кораллами, II - ветвистые колонии, III - инкрустирующие, IV - воронковидные, V - массивные. По оси абсцисс – удаленность от берега, м; по оси ординат: слева степень покрытия субстрата, %; справа - количество колоний. 1-48 - различные виды макробентоса (Латыпов, 1993).

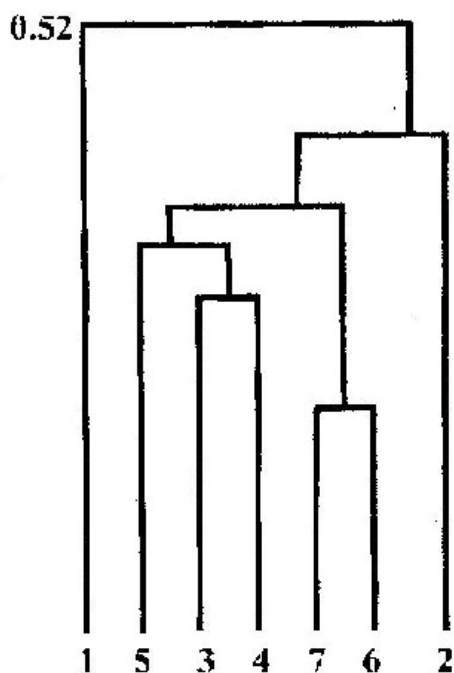


Рис. 54. Дендрограмма кластеризации коэффициента сходства видовых составов кораллов различных рифов Южно-Китайского моря. 1-4 – рифы Тонкинского залива, 5 - Парасельские острова, 6 - Сиамский залив, 7 - острова Кондао и Тху

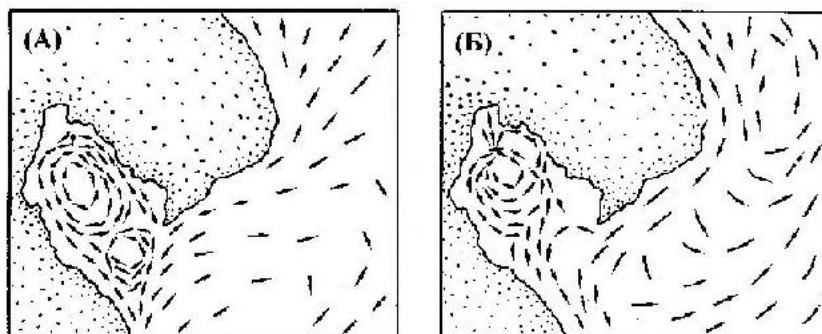


Рис. 55. Схема летних (А) и зимних (Б) течений в южной части Южно-Китайского моря и Сиамском заливе (по: Sudara, 1973)

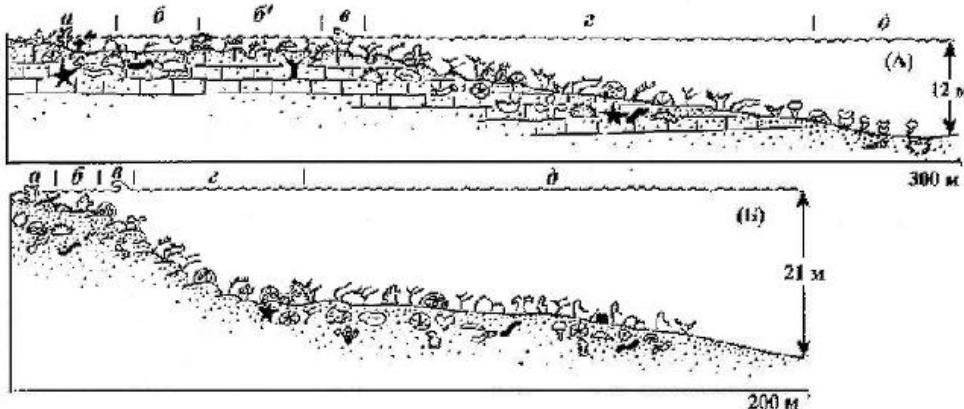


Рис. 56. Схематические профили структурного (А) и бесструктурного (Б) рифов и распределение массовых видов макробентоса. А: а - лагуна, б - внутренний риффлет, б' - внешний риффлет, в - волнолом, з - склон рифа, д - предрифовая платформа; Б: а - край рифа, б - терраса, в - волнолом, з - склон рифа, д - предрифовая платформа.

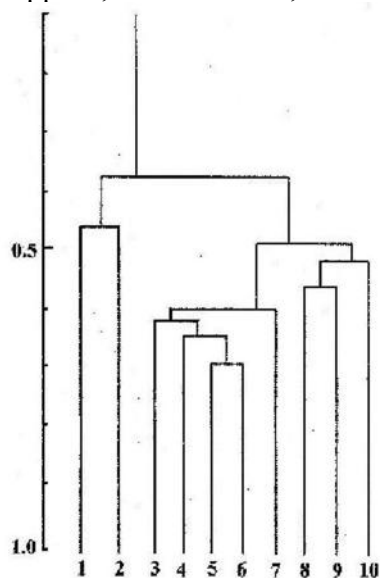


Рис. 57. Дендрограмма сходства видового состава склерактиний Сиамского залива и других регионов Вьетнама. 1 - арх. Байтылонг (Тонкинский залив). 2 - острова Куало Чам, 4 - о-в Ре (центральный Вьетнам), 3 - провинция Кхань Хоа, острова: 5 - Тху и Катуик, 6 - Кондао. 7 - Тхотю, 8 - Намзу, 10 - Канг Као, 9 - арх. Антхой. По оси ординат – коэффициент корреляции

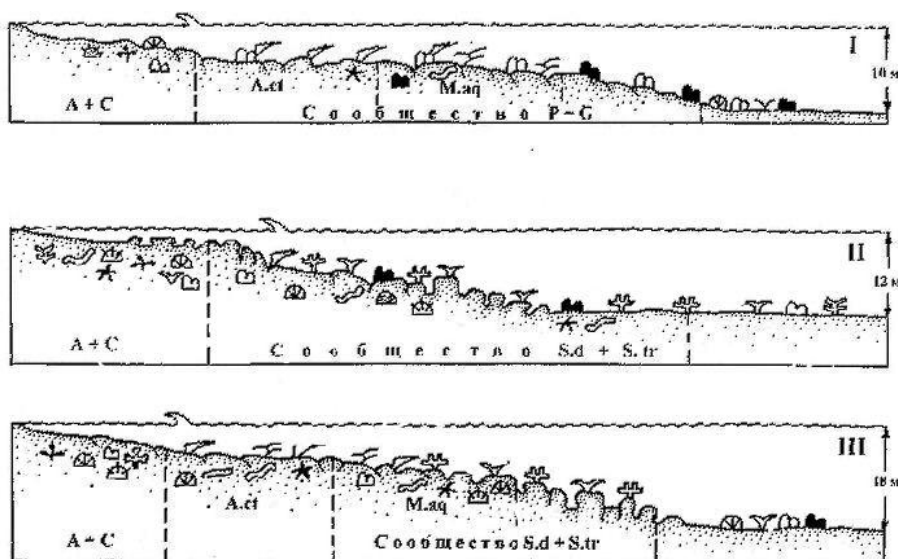


Рис. 58. Профили рифов с распределением массовых видов макробентоса. I- полузакрытая бухта на побережье, II- закрытая бухта на островах, III- материковые и островные мысы. А+С – водорослево-коралловое сообщество, А. ст - фация *A. cytherea* М. аq - фация *M. aequituberculata*, Р+G – сообщество поритид, S. d + S. tr – сообщество мягких кораллов

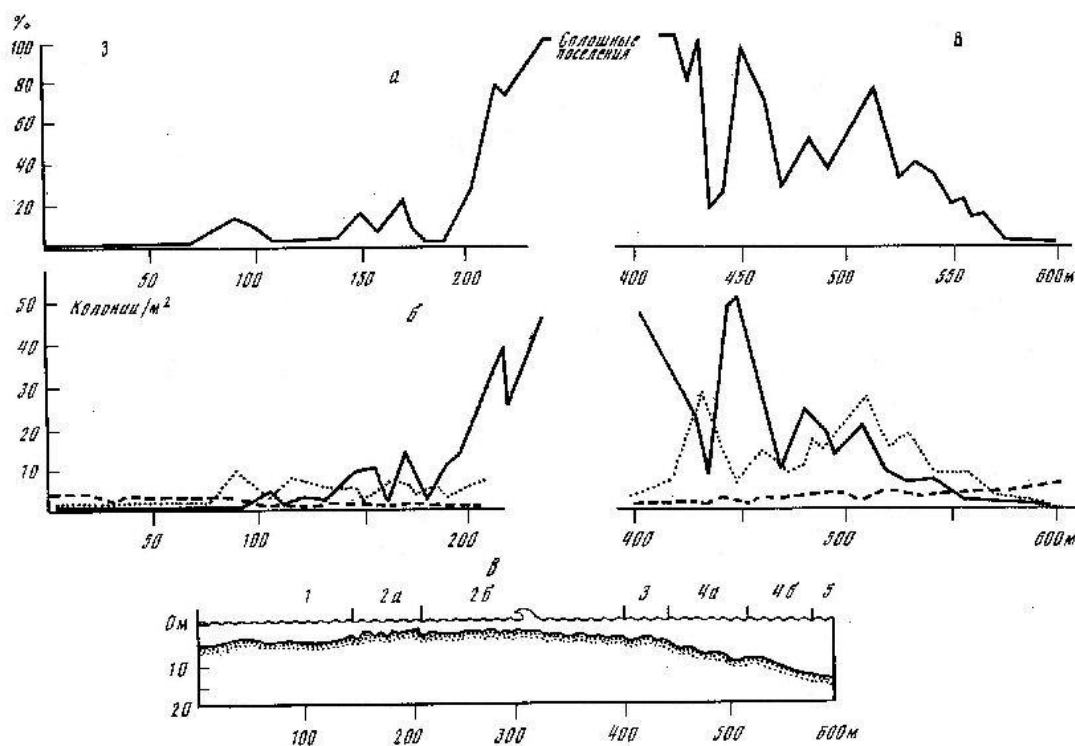


Рис. 59. Степень покрытия субстрата (а), соотношение основных форм роста склерактиний (б), геоморфологический профиль рифа Жианг Бо, разрез с запада на восток.

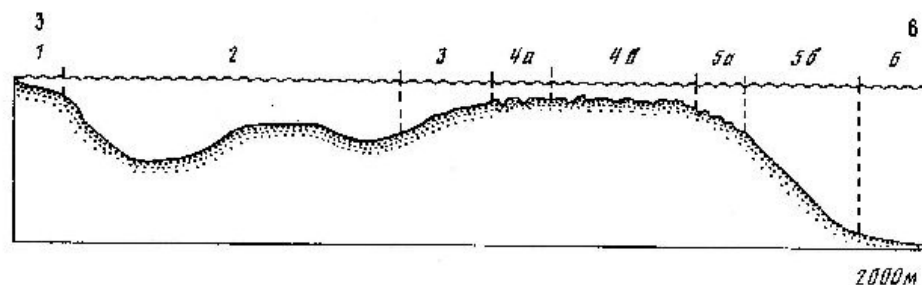


Рис. 60. Профиль от западного материкового берега через риф Жианг Бо. 1- прибрежный риф, 2 - лагуна, 3 - внутренний склон рифа, 4а - внутренний риффлет, 4б - внешний риффлет, 5а - зона отрогов и каналов внешнего склона рифа, 5б - нижний уровень склона рифа, предрифье или присклоновая платформа

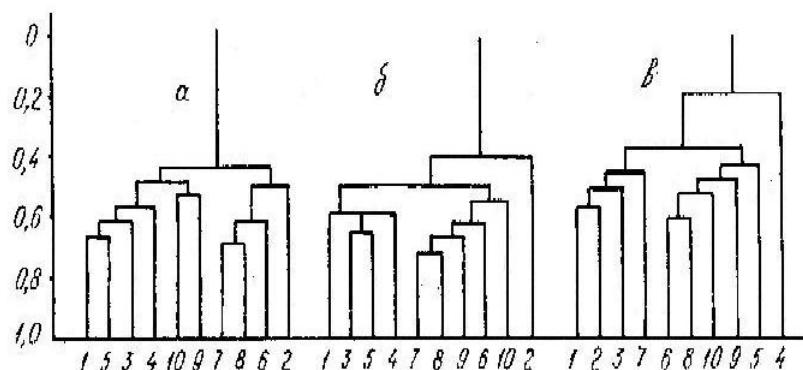


Рис. 61. Дендрограмма кластеризации сходства видового состава сообществ склона рифа (а), сообщества *L. obtusa* + *T. crocea* (б) и суммарного индекса сходства этих сообществ между собой (в) на различных рифах. По оси абсцисс номера трансект, по оси ординат – уровень корреляции

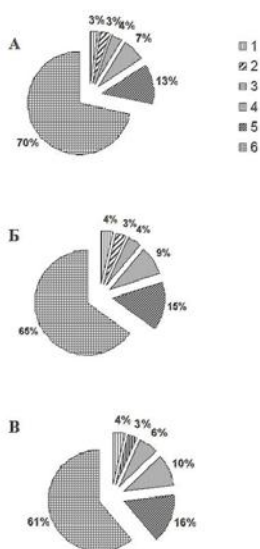


Рис. 62. Диаграммы соотношения видового состава в основных родах на рифах Вьетнама (А), Индонезии (Б) и Филиппин (В). 1 - *Acropora*, 2 - *Porites*, 3 - *Montipora*, 4 - *Favia*, 5 - *Fungia*, 6 - остальные роды

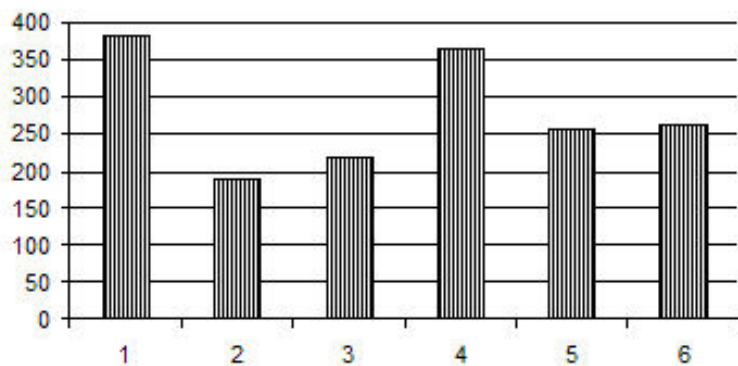


Рис. 63. Диаграмма видового богатства склерактивных в различных частях Вьетнама. 1- общее число видов (382), 2 - Тонкинский залив (190), 3- Центральный Вьетнам (219), 4 - южный Вьетнам (365), 5 - Сиамский залив (256), 6 - острова Спратли (261)

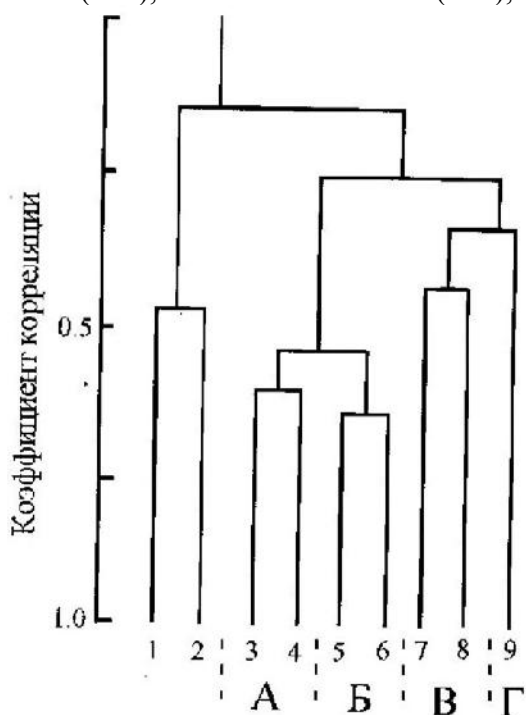


Рис. 64. Дендрограмма кластеризации видового состава бентосных сообществ. Водорослево-коралловое сообщество, рифы: 1- неструктурный, 2 - структурный; сообщество акропор, рифы: 3 - неструктурный, 4 - структурный; сообщество *Acropora* + *Diploastrea*, рифы: 5 - неструктурный, 6 - структурный; 7 - сообщество биогермов (склон рифа); 8 - сообщество *Junceella* + *Diasteris*; 9 - сообщество *Maleus* + *Junceella*. А - лагуна, Б - риффлет и зона террас, В - склон рифа, Г - предрифовая платформа.

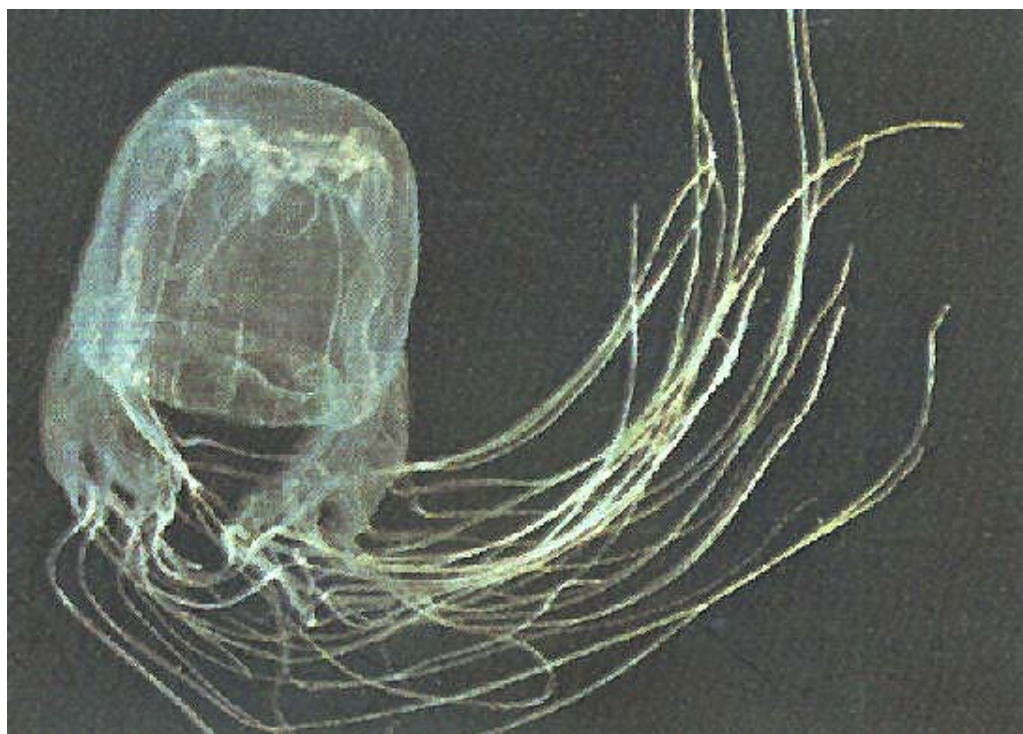


Рис. 65. Смертельно опасная медуза - «морская оса» *Chironex fleckeri*



Рис. 66. Морская змея *Laticauda colubrina*



а



б

Рис. 67. Акулы: патрулирующая в зоне склона рифа (а) и отдыхающая между колониями кораллов (б)



Рис. 68. Антропогенный стресс на рифах и его последствия. а-в – загрязнение бытовым мусором, г - повреждение и гибель колонии мягкого коралла, д - заиливание субстрата и гибель склерактинии, е - агрессия водоросли *Chnoospora implexa* в коралловых поселениях, нападение хищных гастропод на кораллы (ж) и погибающая после этого колония *Porites* (з) в районах интенсификации марикультуры, и - погибший коралл в результате бlichинга

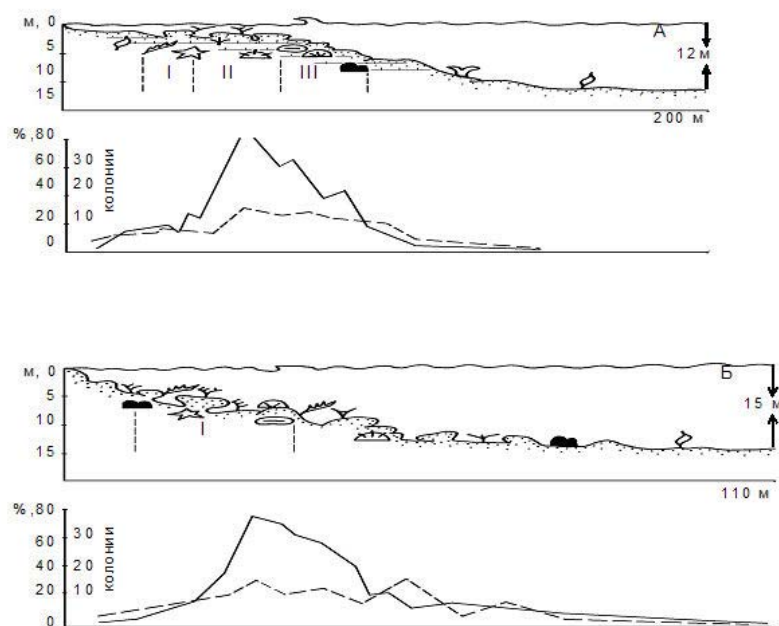


Рис. 69. Схематические профили рифов. А (структурный риф) – о-в Мью; I – зона *Montipora digitata*+*Porites nigrescens*, II – зона *Acropora formosa*+*M. digitata*, III – зона полиспецифических поселений кораллов; на нижнем графике: сплошная линия-степень покрытия субстрата кораллами, прерывистая – число колоний кораллов. Б (бесструктурный риф) – о-в Мун; I – зона *Acropora cytherea*+*Millepora dichotoma*, остальные обозначения те же что на рис. А

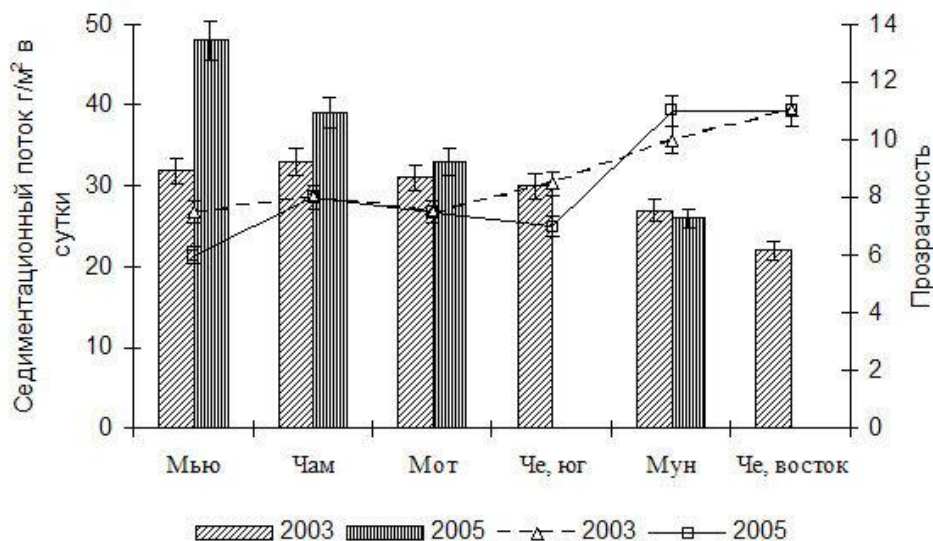


Рис. 70. Седиментационный поток и прозрачность воды на различных рифах. Острова ранжированы по мере удаления от берега. С удалением от побережья уменьшается количество осаждающейся взвеси и увеличивается прозрачность воды.

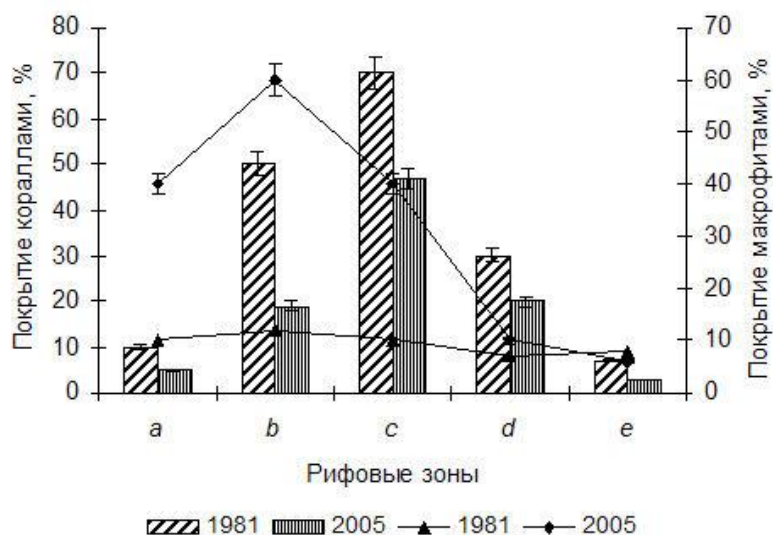


Рис. 71. Степень покрытия субстрата кораллами и макрофитами на рифе о-ва Мью. *a* – лагуна, *b* – риф флет, *c* – склон рифа, *d* – основание склона рифа, *e* – предрифовая платформа.

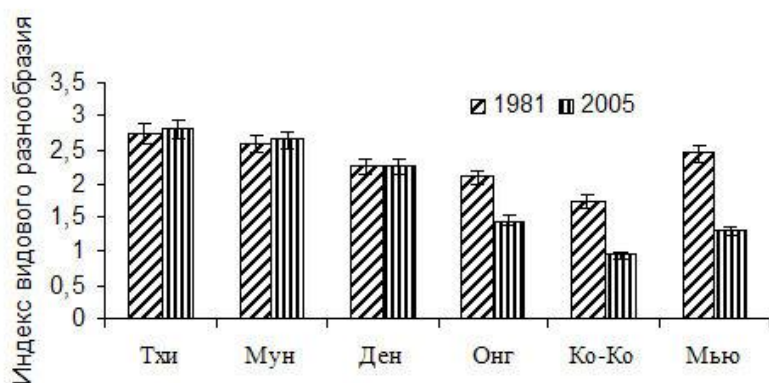


Рис. 72. Вариации видового разнообразия склерактиний на различных рифах. Отчетливо видны различия между рифами Тхи и Мун, которые имеют статус природных резерватов и рифами Ко-Ко, Мью, подверженных интенсивному антропогенному прессу.

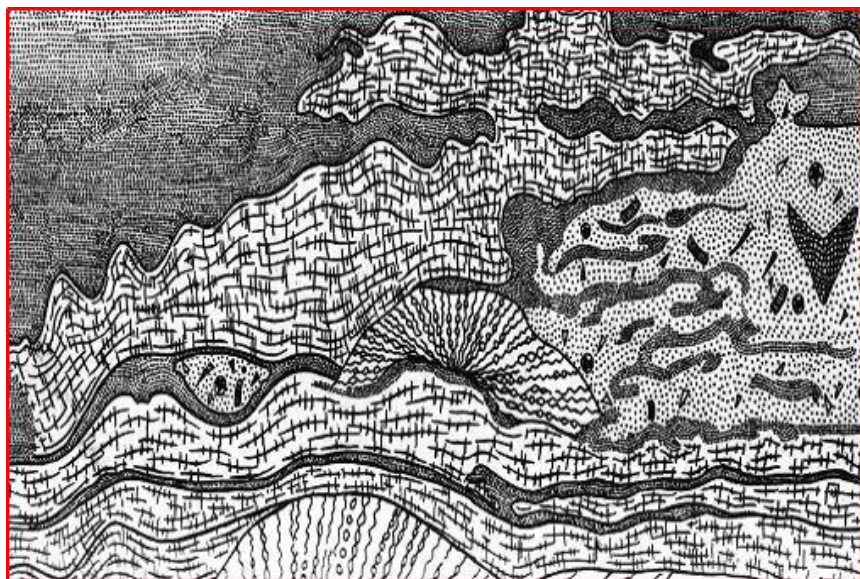


Рис. 73. Регенерация органогенных ископаемых построек после засыпания глинистыми осадками



Рис. 74. Экспериментальная установка для выращивания фрагментов кораллов



Рис. 75. Варианты крепления фрагментов кораллов к каркасу установки

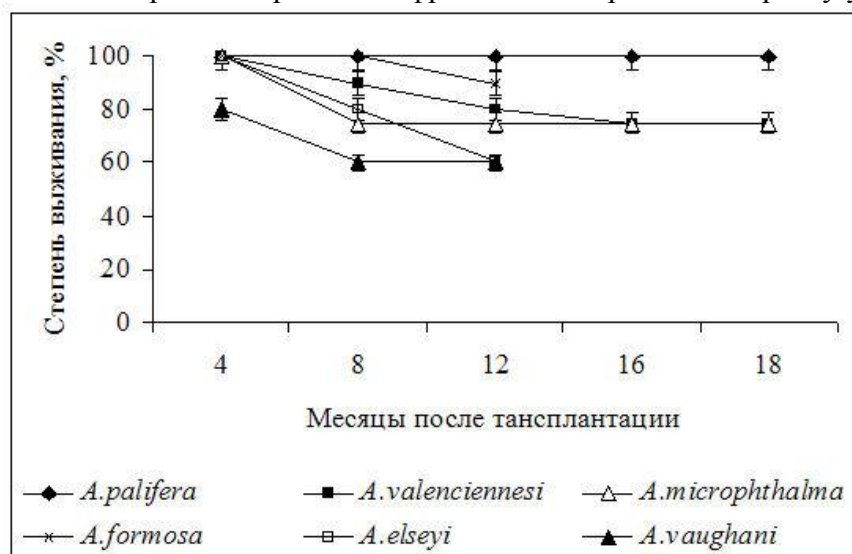


Рис. 76. Степень выживания различных видов кораллов рода *Acropora*

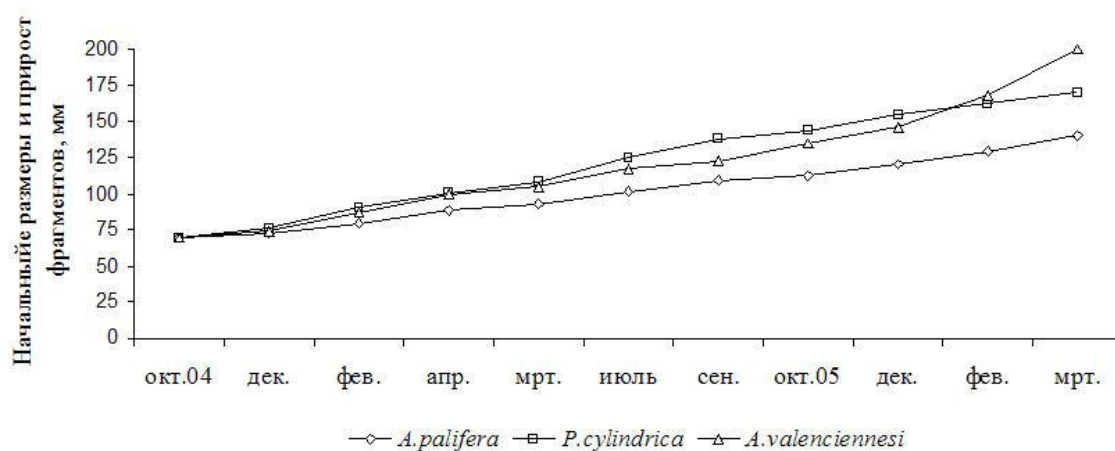


Рис. 77. Рост фрагментов различных видов родов *Acropora* и *Porites*

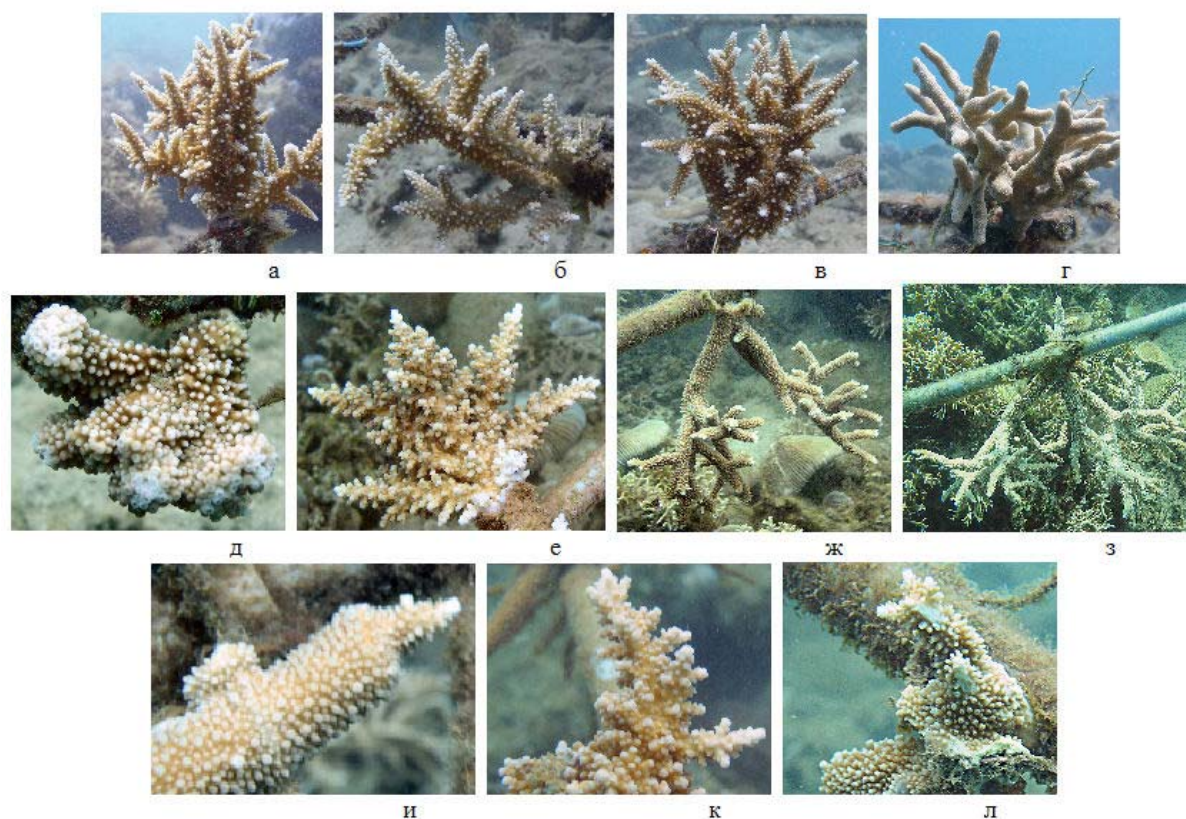


Рис. 78. Колонии кораллов, выращенные из фрагментов различных видов. а -вертикально и б - горизонтально ориентированные фрагменты *Acropora*, в-г,е – фрагменты, прикрепившиеся к субстрату (каркасу установки), трансплантаты *A. palifera* (д) и *A. elseyi* (е) отличались различной степенью ветвления донорских колоний, фрагменты *A. formosa*, ориентированные ростовым краем вниз, после 8 (ж) и 12 (з) месяцев эксперимента, и - л – регенерация осевых полипов и новых ветвей у трех видов акропор на обломанных концах

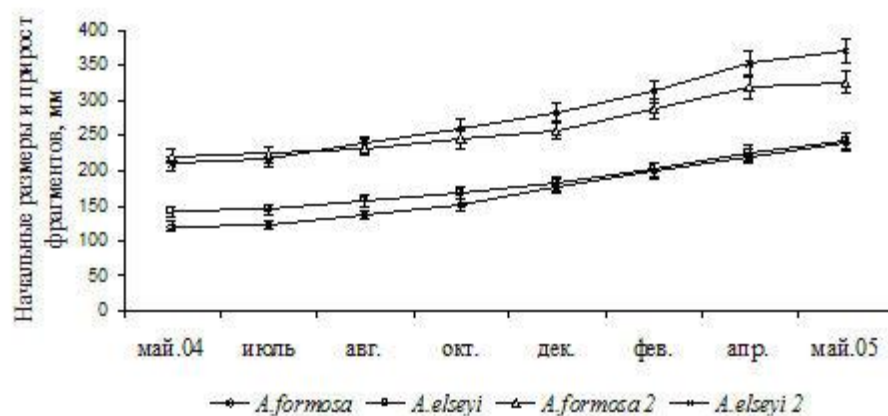


Рис. 79. Рост фрагментов различных размеров одних и тех же видов акропор



Рис. 80. Различное использование конструкций “Reef Ball” и восстановление коралловых поселений после цунами на рифах Индонезии

Оглавление

1. Введение	4
1.1. Терминология, значение и привлекательность рифов	9
2. Факторы внешней среды в экосистеме кораллового рифа	19
3. Основные строители рифа и его обитатели	27
3.1. Рифообразующие кораллы, макрофиты и зообентос	28
3.1.1. Кораллы	28
3.1.2. Растительные сообщества коралловых рифов	38
3.1.3. Мангровые заросли	44
3.2. Сессильные и свободно живущие животные	46
3.2.1. Моллюски	47
3.2.2. Иглокожие	52
3.2.3. Черви	56
3.2.4. Ракообразные	57
3.2.5. Рифовые рыбы	59
4. Коралловые рифы Вьетнама	69
4.1. Тонкинский залив	74
4.2. Сиамский залив	85
4.3. Центральный Вьетнам. Острова Куало Чам	94
4.4. Южный Вьетнам	99
4.4.1. Барьерный риф Жианг Бо	99
4.4.2. Острова Кондао	102
4.4.3. Рифообразующие кораллы Вьетнама как часть коралловой фауны Индопацифики	111
5. Риф как экосистема	116
5.1. Распределение мест обитаний	116
5.2. Обеспечение питательными веществами	119
6. Ядовитые и опасные обитатели	124
7. Человек и риф	130
7.1. Общее негативное воздействие на риф	131
7.2. Изменение состава и структуры коралловых сообществ	134
7.3. Естественное и искусственное восстановление рифа	142
7.3.1. Трансплантация и выращивание фрагментов колоний различных видов склерактиний	146
7.3.2. Перспектива восстановления и будущее рифов	156
Литература	162
Словарь	184

Приложения	189
------------------	-----